АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

МИКРОБИОЛОГИЯ

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ, СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ
И ПРОМЫШЛЕННОЙ МИКРОБИОЛОГИИ

ТОМ XXIII. ВЫП. 2

МАРТ—АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА

1954

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
27 MAY 1954

МИКРОБИОЛОГИЯ

Главный редактор чл.-корр. АН СССР А. А. Имшенецкий

Секретарь Я. И. Раутенштейн

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Н. Д. Иерусалимский, Н. А. Красильников,
Е. Н. Мишустин, К. И. Рудаков, М. В. Федоров,
В. Н. Шапошников

*ПО ВСЕМ ВОПРОСАМ ПОДПИСКИ НА ЖУРНАЛ «МИКРОБИОЛОГИЯ»
ОБРАЩАТЬСЯ ПО АДРЕСУ: МОСКВА, УЛ. КУЙБЫШЕВА, 8
КОНТОРА «АКАДЕМКНИГА»*

Рукописи направлять по адресу:
Москва, Подсосенский пер., 21, Издательство Академии наук СССР,
редакция журнала «Микробиология»

АКАДЕМИК АЛЕКСАНДР ИВАНОВИЧ ОПАРИН

(К 60-летию со дня рождения)

В марте 1954 г. исполнилось 60 лет академику Александру Ивановичу Опарину, известному советскому ученому-биологу и крупному общественному деятелю, академику-секретарю Отделения биологических наук Академии наук СССР, директору Института биохимии им. А. Н. Баха АН СССР.

Имя Александра Ивановича Опарина как передового ученого и активного борца за мир широко известно не только в Советском Союзе, но и далеко за пределами нашей Родины.

Начало научной деятельности А. И. Опарина совпало с установлением в нашей стране социалистического рабоче-крестьянского государства. С самого начала вся деятельность А. И. Опарина была подчинена патриотическому служению новому государственному и общественному строю. Уже в первые годы существования Советской власти А. И. Опарин принимал активное участие в работе по национализации и реорганизации химической промышленности нашей страны, ведя одновременно интенсивную научно-исследовательскую и педагогическую работу.

Как советскому ученому А. И. Опарину всегда был чужд разрыв теории и практики, ему всегда было свойственно сочетание разработки глубоких теоретических проблем мировоззренческого характера с решением наиболее актуальных практических вопросов народнохозяйственного значения.

Шестидесятилетие А. И. Опарина совпадает с тридцатилетием разработки им важнейшей мировоззренческой проблемы современного естествознания — проблемы возникновения жизни на Земле.

Опубликовав впервые в 1924 г. свою работу «Происхождение жизни», А. И. Опарин непрерывно продолжал и углублял разработку этой проблемы.

Исходя из гениальных высказываний Энгельса о сущности и происхождении жизни и на основе данных современного естествознания, А. И. Опарин разработал свою широко известную биохимическую теорию зарождения жизни на Земле. Важнейшей особенностью теории А. И. Опарина является учет и обобщение новейших данных самых разнообразных отраслей естествознания, начиная с астрономии и кончая микробиологией и биохимией.

В исследовании А. И. Опарина получило научное обоснование краеугольное положение материалистического естествознания, что жизнь на земле зародилась из неживой материи в силу естественных законов непрерывного развития материи, и детально был показан наиболее вероятный путь становления живого из неживой материи. Материалистические идеи эволюционного развития живых существ, упрочившиеся в биологии в середине XIX в, были распространены А. И. Опариным на сам процесс становления живого из неживой материи, причем впервые в биологической литературе им выдвинута и обоснована идея эволюции обмена веществ, лежащего в основе становления и развития жизни на Земле.

Многочисленные данные и материалы микробиологии, начиная с трудов Л. Пастера и кончая работами советских микробиологов последних лет, были глубоко проанализированы и творчески использованы

А. И. Опариным в разработке биохимической теории возникновения жизни на Земле.

Труд А. И. Опарина о возникновении жизни на Земле, а также многочисленные популярные изложения его получили широкое распространение в нашей стране и за ее пределами: они изданы на 23 языках народов СССР и 18 иностранных языках.

Большое значение имеет разработанная А. И. Опариным теория действия ферментов в живой клетке, показывающая роль сорбционных процессов в регулировании активности ферментов, чем может обуславливаться направленность биохимических превращений и связанные с ними биологические и физиологические особенности организмов. В частности, для микробиологии представляет и несомненный интерес открытое А. И. Опариным и его учениками явление адсорбции ферментов дрожжевыми клетками, связанное с определенным физиологическим состоянием этих микроорганизмов.

А. И. Опарин справедливо считается основоположником советской технической биохимии, впервые возникшей и развившейся в самостоятельный раздел биохимии в нашей стране под непосредственным руководством Александра Ивановича.

А. И. Опариным и его учениками созданы рациональные биохимические основы для многих пищевых производств: режимы длительного хранения сахарной свеклы, биохимическая теория чайного производства, хлебопечения, виноделия и др.

В разработке этих вопросов А. И. Опариным широко использовались современные представления и методы микробиологии, причем особенно большое значение имело объктивное разграничение происходящих в растительном сырье биохимических, вызываемых ферментами самого сырья, и микробиологических процессов.

А. И. Опарин на протяжении всей своей деятельности тесно связан с Московским Государственным университетом, в котором уже много лет возглавляет кафедру биохимии растений. Большое число учеников А. И. Опарина, подготовивших и защитивших под его руководством кандидатские и докторские диссертации, работают в различных научных учреждениях во многих городах нашей Родины.

Интенсивную исследовательскую, педагогическую и научно-организационную деятельность А. И. Опарин сочетает с многогранной государственно-общественной работой, являясь депутатом Верховного Совета РСФСР, депутатом Московского областного Совета депутатов трудящихся, председателем Всесоюзного общества по распространению научных и политических знаний, редактором и членом редколлегии ряда журналов, Большой Советской Энциклопедии.

А. И. Опарин — член Всемирного Совета Мира, активный участник многих конгрессов и съездов сторонников мира.

Он широко известен как страстный борец за мир и дружбу между всеми народами мира.

Советское правительство высоко оценило заслуги А. И. Опарина перед Родиной. Он награжден орденом Ленина, орденом Отечественной войны, орденом трудового Красного Знамени и медалями Советского Союза.

Советские микробиологи от всей души желают Александру Ивановичу Опарину на долгие годы здоровья, сил и дальнейших творческих успехов в разработке кардинальных проблем биологии, успехов в его многогранной научной, научно-организаторской и общественной деятельности на процветание советской науки и культуры, на благо нашей Родины.

АКАДЕМИК ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ ШАПОШНИКОВ

(К 70-летию со дня рождения)

25 февраля текущего года исполнилось 70 лет академику Владимиру Николаевичу Шапошникову, крупному специалисту в области физиологии микробов и технической микробиологии, руководителю кафедры микробиологии Московского Государственного университета, заведующему одним из отделов Института микробиологии АН СССР и члену редколлегии журнала «Микробиология» с первых дней его основания.

Владимир Николаевич вышел из среды трудовой демократической интеллигенции. По окончании гимназии в 1901 г. поступил в Московский университет, где специализировался по кафедре физиологии и анатомии растений. В то время этой кафедрой руководил К. А. Тимирязев, демократ и пламенный борец за материалистическую биологию, который и словами и делами показал, что первейшая обязанность ученого — это служение своей родине, своему народу. Заветы великого учителя были полностью восприняты его учеником. После окончания университета Владимир Николаевич был оставлен «для приготовления к профессорскому званию» и тогда же, в 1910 г., был зачислен ассистентом кафедры физиологии и анатомии растений. С тех пор до настоящего времени Владимир Николаевич непрерывно работает в Московском университете. В 1926 г. он перешел на вновь организованную кафедру микробиологии, которой с 1938 г. стал заведывать. Им был впервые в Советском Союзе создан курс технической микробиологии. В течение своей многолетней педагогической деятельности Владимир Николаевич выпустил большое число молодых специалистов и аспирантов, которые продолжают развивать его направление в научно-исследовательских, учебных и производственных учреждениях всего Советского Союза. Трудно найти более или менее крупный коллектив микробиологов, где бы не было его учеников.

Одновременно с педагогической деятельностью Владимир Николаевич вел и продолжает вести большую научно-исследовательскую и практическую работу. Характерный стиль его работы, унаследованный от К. А. Тимирязева,— это неразрывное сочетание глубоких научно-теоретических изысканий с работой на удовлетворение прямых запросов народного хозяйства. Первые самостоятельные работы Владимира Николаевича лежали в области физиологии растений. Они касались вопроса о движении воды по растению. Со свойственным ему остроумием в постановке опытов Владимир Николаевич сумел внести в этот вопрос много нового и интересного. Дальнейшие его исследования по смоловыделению привели к разработке оригинального и весьма эффективного способа подсочки сосны.

С 20-х годов научные интересы Владимира Николаевича постепенно переключаются в область микробиологии. Основное, что здесь его привлекает,— это изучение биохимической деятельности микроорганизмов с целью использования ее в промышленности. В 1920 г. он создает в стенах Научно-исследовательского химико-фармацевтического института Лабораторию технической микробиологии, просуществовавшую 15 лет. В 1935 г. Владимир Николаевич переводится в Центральную научно-

исследовательскую лабораторию бродильной промышленности в качестве заместителя директора. В 1938 г. переходит в Институт микробиологии АН СССР, где продолжает работать и по настоящее время.

Первые работы Владимира Николаевича в области технической микробиологии касались организации производства молочной кислоты, которая до тех пор импортировалась из-за границы. Выяснив своеобразные особенности азотного питания молочнокислых бактерий и другие их свойства, Владимир Николаевич совместно с А. Я. Мантейфель разработал рациональные технологические принципы производства молочной кислоты, использованные на вновь пущенных заводах. В тот же период он внес ряд усовершенствований в производство масляной кислоты. Изучая физиологию и морфологию грибов и пути практического использования их кислотообразующей деятельности, В. Н. Шапошников и А. Я. Мантейфель нашли новый вид грибов (Penicillium arenarium), энергично образующий лимонную кислоту.

В 1929 г. Владимир Николаевич приступил к изучению ацетонобутилового брожения, являвшегося, по общему мнению, весьма неустойчивым, «капризным» процессом. Тщательно исследовав физиологию развития ацетоно-бутиловых бактерий, Владимир Николаевич совместно со сплоченным им научным коллективом нашел ключ к управлению биохимической деятельностью этих бактерий. В итоге этого в СССР было успешно организовано ацетоно-бутиловое производство.

Следующий комплекс научных исследований Владимира Николаевича — это уксуснокислое брожение. Работа в этой области также вылилась в конкретную помощь уксусной промышленности.

Кроме того Владимир Николаевич выполнял и продолжает выполнять целый ряд других работ по вопросам технической микробиологии. В последнее время его внимание сосредоточено на вопросах физиологии актиномицетов, образующих антибиотики.

Многолетние исследования по физиологии микроорганизмов привели Владимира Николаевича к важным теоретическим обобщениям. В связи с этим необходимо отметить его работы по химизму молочнокислого, пропионовокислого, ацетоно-этилового, ацетоно-бутилового и других брожений, а также изучение им энергетического обмена веществ у ряда прототрофных бактерий. Созданная Владимиром Николаевичем оригинальная классификация энергетических процессов в связи с их филогенетическим значением была обобщена в монографии «Техническая микробиология», удостоенной Сталинской премии. Не меньшее внимание уделял Владимир Николаевич вопросам питания и конструктивного обмена веществ у микроорганизмов. Отличительной чертой его исследовательского метода является то, что процессы жизнедеятельности микроорганизмов он изучает в их динамике, в их взаимозависимости. На основе этих исследований Владимир Николаевич пришел к открытию двухфазности бродильных процессов и связи их с конструктивным обменом, как общего закона всех таких процессов, что дало важное средство к управлению биохимической деятельностью микроорганизмов.

Владимир Николаевич — горячий патриот своей Родины. Вся его деятельность неизменно направлялась на то, чтобы развивать отечественную науку и промышленность, избегая помощи из-за рубежа. Он охотно откликается на все общественные начинания, выступает в качестве лектора и популяризатора.

Правительство не раз отмечало его заслуги высокими наградами.

Редколлегия журнала «Микробиология» от имени всех советских микробиологов горячо поздравляет дорогого юбиляра и желает ему долгих лет здоровья и дальнейших успехов на избранном им пути ученого и педагога.

РОЛЬ ФОСФАТОВ В ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССАХ

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ВНУТРИКЛЕТОЧНЫМ ЖЕЛЕЗОМ, ОБРАЗОВАНИЕМ И РАСПАДОМ ПИРОФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

А. М. Малков

В предыдущем исследовании [3] было выявлено, что степень накопления в дрожжах в процессе их размножения легко гидролизуемого по Ломану фосфата зависит от интенсивности аэрации жидкости при брожении или от интенсивности дыхания дрожжей. Дрожжи, вегетирующие при плохом доступе воздуха, или дрожжи с заблокированной железосодержащей дыхательной системой, т. е. слабо дышащие дрожжи, накапливают значительно больше легко гидролизуемого фосфата, чем сильно дышащие дрожжи. Одновременно в предыдущем исследовании установлена была связь между полезной работой дрожжей (размножением), с одной стороны, и содержанием в них легко гидролизуемого фосфата, с другой стороны, и направлением углеводного обмена (спиртовым брожением — дыханием), с третьей стороны. В настоящей работе приводятся экспериментальные данные, детализирующие и поясняющие установленную в предыдущих исследованиях зависимость.

Методика

При проведении исследования применялись следующие методы контроля. 1. Сахар определялся по способу Бертрана. 2. Спирт определялся по удельному весу в дважды перегнанном дестиллате. 3. Фосфор определялся после обработки дрожжей трихлоруксусной кислотой и после семиминутного гидролиза при 80°. Определение фосфора производилось по способу Бригса. 4. Железо определялось по способу Малкова [1]. 5. Количество дрожжей определялось весовым путем. 6. Степень поглощения дрожжами кислорода определялась газометрически в аппарате Варбурга. 7. Приводимые в таблицах коэффициенты вычислялись по следующим уравнениям:

$$K_о = a - \frac{(б + в)}{a} : K_{эо} = \frac{B \cdot 100}{a - б} : K_{эб} = \frac{в \cdot 100}{б + в},$$

где $K_о$ — окислительный коэффициент, $K_{эо}$ — экономический коэффициент дыхания, $K_{эб}$ — экономический коэффициент брожения, a — общее количество исчезнувшего сахара, $б$ — количество сахара, вычисленное по образовавшемуся спирту, $в$ — количество образовавшихся дрожжей (на сухое вещество).

Экспериментальная часть

В предыдущих исследованиях [2, 3, 4, 5] было установлено, что обработкой дрожжей до засева раствором ортофосфата по нашей методике, названной производственниками «фосфатной активацией» или «фосфатной подмолодкой», достигается в условиях аэробного брожения более или менее сильное обратимое затухание дыхательной способности дрожжей. Причина этого явления, как нам удалось установить на многочисленных фактах, кроется в том, что фосфаты частично и обратимо блокируют активные центры гематиновых катализаторов, входящих в дыхательную систему дрожжей.

Одновременно предыдущее исследование показало, что дрожжи, дыхательная система которых подвергнута была до засева на питательную среду фосфатному воздействию, лучше размножаются в условиях аэробного брожения и накапливают внутриклеточно значительно больше легко гидролизуемого по Ломану фосфора, чем контрольные дрожжи, не подвергнутые фосфатной активации. Указанные обстоятельства позволили предположить, что образование в дрожжах легко гидролизуемого фосфора зависит не только от степени аэрирования бродящей жидкости (аэробное брожение), но и от активности содержащегося в дрожжах железа. Это было доказано серией приводимых ниже опытов.

Опыт 1

Опыт проводился по методу, разработанному нами в 1931—1932 гг. Взяты две навески прессованных дрожжей А по 60 г каждая.

Дрожжи переносились на питательную среду следующего состава: сахара — 60 г, $(NH_4)_2SO_4$ — 5,44 г, KH_2PO_4 — 5,40 г, $MgSO_4$ — 4,00 г, воды дестиллированной — 2 л. К одной из колб, куда переносились дрожжи, добавлено $FeSO_4$ из расчета получения раствора, содержащего 8 мг% Fe. Процесс брожения шел при аэрации в течение 4 часов при 30° (табл. 1).

Таблица 1

Добавлено Fe к среде в мг%	Использовано сахара в г на 100 мл среды	Прирост дрожжей в мг% на сухое вещество	Образовалось спирта в %	Содержание Fe в дрожжах в мг% на сухое вещество		P в дрожжах в мг% на сухое вещество						K_0	$K_{эо}$
						в исходных дрожжах			в полученных дрожжах				
				до брожения	после брожения	до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P_1	до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P_1		
8,0	2,69	70	0,52	120	210	553	1072	519	722	910	188	0,595	2,61
0,0	2,89	150	0,74	120	104	553	1072	519	269	850	581	0,449	10,34

Опыт 2

Условия опыта те же, что в опыте 1 (табл. 2).

Таблица 2

Добавлено Fe к среде в мг%	Использовано сахара в г на 100 мл среды	Прирост дрожжей в мг% на сухое вещество	Образовалось спирта в %	Содержание Fe в дрожжах в мг% на сухое вещество		P в дрожжах в мг% на сухое вещество						K_0	$K_{эо}$
						в исходных дрожжах			в полученных дрожжах				
				до брожения	после брожения	до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P_1	до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P_2		
8,0	2,66	130	0,69	127	144	496	788	292	532	695	163	0,556	10,30
0,0	2,90	180	0,76	127	119	496	788	292	440	852	412	0,537	12,67

Как видно из приведенных данных, размножение дрожжей на средах, обогащенных железом, как правило, приводит к обогащению их (дрожжей) внутриклеточным железом.

Таким образом, эти опыты подтвердили наши ранние наблюдения по этому вопросу. Помимо этого, приведенные данные подтвердили также наши ранние наблюдения, что в результате обогащения дрожжей железом процесс брожения в аэробных условиях замещается процессом дыхания.

В соответствии с данными предыдущего исследования усиление процесса дыхания, достигнутое в приведенных опытах, в результате обогащения дрожжей в процессе их вегетации в аэробных условиях железом приводит к значительному снижению содержания в них (дрожжах) легко гидролизуемого по Ломану фосфора. Следовательно, между интенсивностью дыхания дрожжей, содержанием в них железа и легко гидролизуемого фосфора существует теснейшая взаимосвязь. Чем больше в процессе размножения дрожжи откладывают внутри клетки железа, тем ниже содержание в них легко гидролизуемого фосфора. Чем меньше в дрожжах легко гидролизуемого фосфора, тем ниже урожай дрожжей, получаемый в результате их вегетации. Что касается связи между содержанием железа в дрожжах, активностью его и интенсивностью их дыхания, то последняя известна из данных Варбурга и видна также из приводимых ниже опытов.

Опыт 3

Условия те же, что в опыте 1 (табл. 3).

Таблица 3

Содержание Fe в дрожжах в мг% на сухое вещество	Поглощено O_2 в мл на 100 г дрожжей
164	307
120	213

Опыт 4

Дрожжи для засева выращивались при условиях, применявшихся в опыте 1. Полученные дрожжи выдерживались в растворах ортофосфата или пирофосфата в течение 60 минут (pH = 7,0; P — 0,5 г на 30 мл воды). Дрожжи после обработки промывались. Поглощение кислорода в аппарате Варбурга производилось в ацетатном буфере при pH = 6,0 (табл. 4).

Таблица 4

Условия обработки дрожжей	Fe в засевных дрожжах в мг% на сухое вещество	P в дрожжах, легко гидролизуемый, в мг% на сухое вещество		Поглощение O_2 в мм³ дрожжами после обработки фосфатом. Данные на 10 мг дрожжей (75% влаги) за 60 мин.
		до обработки фосфатом	после обработки фосфатом и брожения (при аэрации)	
Раствором ортофосфата . .	185	273	385	82,5
То же	115	412	490	78,5
Раствором пирофосфата . .	185	273	319	114,0
То же	115	412	327	104,3

Таким образом, путем постановки ряда опытов доказано, что с повышением содержания в дрожжах как общего, так и гематинового железа (с усилением их дыхательной способности) содержание в них легко гидролизуемого по Ломану фосфата снижается.

Если сопоставить количества легко гидролизуемого фосфора, обнаруженные в исходных дрожжах и в дрожжах после брожения на средах,

обогащенных и не обогащенных железом, то создается впечатление, что в случае аэробного брожения на среде, обогащенной железом, содержащийся в дрожжах легко гидролизуемый по Ломану фосфат расщепляется. Следовательно, аэробное брожение в среде, обогащенной железом, способствует расщеплению содержавшегося в засевных дрожжах легко гидролизуемого по Ломану фосфата. Предыдущим исследованием и опытом 4 было доказано, что в случае блокирования внутриклеточного железа ортофосфатом достигается частичное торможение процесса дыхания и активирование процесса брожения, сопровождаемые усилением процесса образования в дрожжах легко гидролизуемого пирофосфата.

Таким образом, уже в предыдущих исследованиях была выявлена связь между активностью внутриклеточного железа и образованием (синтезом) легко гидролизуемых пирофосфорных связей в дрожжах. Наиболее отчетливо эта связь выявилась в приводимых ниже опытах.

Опыт 5

Дрожжи до засева в двух случаях выдерживались в течение 60 мин. в 30 мл раствора ортофосфата (P — 0,5 г, pH = 7), а в третьем случае дрожжи не подвергались обработке фосфатом. Фосфат в третьем случае добавлялся непосредственно к среде. Железо к среде не добавлялось. Прочие условия такие же, как и в предыдущем опыте (результаты приведены в табл. 5).

Из приведенных данных видно, что в случае, когда внутриклеточное железо блокировалось ортофосфатом, дрожжи в процессе размножения синтезировали в три с лишним раза больше легко гидролизуемого по Ломану фосфора по сравнению с дрожжами, не подвергнутыми до засева обработке ортофосфатом.

Таблица 5

Обработка дрожжей до засева	Прирост дрожжей в мг% на сухое вещество	Образовалось спирта в %	Содержание Fe в дрожжах в мг % на сухое вещество	P в дрожжах в мг% на сухое вещество					
				в исходных дрожжах			в дрожжах после опыта		
				до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P,	до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P,
Ортофосфатом . .	160	0,56	103	618	798	180	683	1025	342
То же	170	0,72	93	589	1077	488	456	1032	572
Без обработки . .	20	0,30	103	618	798	180	517	696	179

Опыт 6

Условия опыта те же, что в опытах 1 и 4. Засевные дрожжи с различным содержанием железа, полученные путем выращивания на средах — обогащенной и не обогащенной железом (условия — см. опыт 1). Дрожжи до засева выдерживались в течение 60 мин. в растворе ортофосфата (30 мл раствора фосфата P — 0,5 г, pH = 7,0). Железо к питательной среде не добавлялось. Прочие условия такие же, как в опыте 1. Измерение поглощения кислорода производилось в аппарате Варбурга (табл. 6).

Опыт 6 подтвердил выводы предыдущих опытов и при этом показал, что с повышением содержания железа в дрожжах блокирующее действие ортофосфата частично снижается. Это видно по пониженному содержанию в образовавшейся генерации дрожжей легко гидролизуемого

Таблица 6

Условия обработки дрожжей	Образовалось спирта в %	Прирост дрожжей в мг% на сухое вещество	Содержание Fe в дрожжах в мг% на сухое вещество		P в дрожжах в мг% на сухое вещество после опыта			Поглощено O_2 дрожжами в $мм^3$ до засева после обработки фосфатами. Данные на 10 мг дрожжей (75% влаги) за 60 мин.	K_o
			до опыта	после опыта	до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P,		
Ортофосфатом . .	0,78	180	185	145	729	1003	274	82,5	0,448
То же	0,86	180	115	118	454	748	294	78,5	0,390

фосфора, по пониженному выходу спирта и, наконец, по более интенсивному дыханию дрожжей, содержащих до брожения больше железа по сравнению с контрольными дрожжами.

Таким образом, приведенные опыты убедительным образом показали, что с повышением содержания в дрожжах железа способность их к образованию в условиях аэробного брожения легко гидролизуемого фосфора снижается. Связь между внутриклеточными железом и способностью дрожжей образовывать легко гидролизуемые по Ломану пирофосфаты видна также из данных опытов, в которых внутриклеточное железо дрожжей частично блокировалось ортофосфатом или пирофосфатом путем обработки их до засева на питательную среду растворами соответствующих солей. Дрожжи с частично заблокированной железосодержащей системой образовывали, как правило, в условиях аэробного брожения значительно больше легко гидролизуемого по Ломану фосфора, чем контрольные дрожжи, содержавшие столько же внутриклеточного железа, но не подвергнутые до засева обработке ортофосфатом. Иными словами, дрожжи с активной и свободной железосодержащей дыхательной системой значительно хуже синтезируют легко гидролизуемые по Ломану пирофосфаты, чем те же дрожжи с частично заблокированной и инактивированной железосистемой. Не подлежит сомнению, что эта зависимость связана с дыхательным механизмом дрожжей и что сильно дышащие дрожжи в процессе размножения синтезируют меньше легко гидролизуемого фосфора, чем дрожжи с заблокированной железосодержащей дыхательной системой. Вне зависимости от того, каким образом выключается внутриклеточное железо и связанный с ним процесс дыхания, результат неизменно получается один и тот же. Приводимый ниже опыт это подтверждает.

Опыт 7

Навески прессованных дрожжей по 20 г до засева в питательные среды выдерживались 60 мин. в 20 мл следующих растворов: 1) ортофосфата натрия — P — 0,47 г (pH = 7,0), 2) цианистого натрия — 0,13 г (pH = 7,0), 3) контроль (вода, pH = 7,0).

Дрожжи после указанной обработки вместе с растворами применявшихся солей переносились на питательные синтетические среды (по 500 мл), причем к средам, предназначенным для дрожжей в случаях 2 и 3, добавлялись по 0,47 г P в виде ортофосфата натрия (химический состав питательных сред — см. опыт 1). Железо к средам не добавлялось. Брожение шло при слабом аэрировании при 30° в течение 4 часов, pH при брожении поддерживался на уровне 7,0. Результаты опыта приведены в табл. 7.

Данные приведенного опыта показывают, что путем блокирования внутриклеточного железа дрожжей при помощи ортофосфата или цианида

Таблица 7

Условия обработки дрожжей	Р в среде на весь объем в г	Использовано сахара в г на 100 мл	Образовалось спирта в %	Прирост дрожжей в мг % на сухое вещество	Р в дрожжах в мг % на сухое вещество							K_0	K_{90}
					в исходных дрожжах			в дрожжах после опыта					
					до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P_1	до гидролиза	после гидролиза	легко гидролизуемого P_1	по разности между 11 и 8		
Ортофосфатом . . .	0,47	2,92	0,91	360	560	714	154	392	811	419	265	0,267	31,50
Цианидом .	0,47	2,92	0,90	360	560	714	154	464	930	466	312	0,273	31,06
Контроль .	0,47	2,95	0,85	320	560	714	154	475	749	274	120	0,328	23,03

достигается в условиях аэробного брожения частичное инактивирование процесса дыхания, соответствующее активирование процесса брожения и усиление образования в дрожжах в процессе их размножения легко гидролизуемого пирофосфата. Приняв количество легко гидролизуемого пирофосфата, образовавшегося в контрольных дрожжах в процессе их размножения в аэробных условиях за 100, находят для дрожжей, подвергнутых до засева на питательную среду обработке ортофосфатом 220%, а для дрожжей, обработанных до засева на питательную среду цианистым натром, 260% легко гидролизуемого по Ломану пирофосфата. Одновременно эти данные показали, что в случае блокирования внутриклеточного железа дрожжей до их засева на питательную среду выход их в условиях аэробного брожения выше по сравнению с контрольными дрожжами, выше как в абсолютном выражении, так и в процентном исчислении по количеству израсходованного на окислительные процессы — дыхание (K_0) — сахара.

Данные приведенного опыта подтвердили еще лишний раз выдвинутое нами положение о том, что степень образования легко гидролизуемого пирофосфата дрожжами зависит от состояния (качества и количества) внутриклеточного железа дыхательной системы Варбурга — Кейлина и что применявшийся по нашей методике фосфат действует на гематиновое железо как агент, блокирующий и инактивирующий процесс дыхания живой клетки. Таким образом, ферментативные системы физиологически активных дрожжей, при помощи которых в условиях аэробного брожения происходит образование и распад легко гидролизуемого по Ломану пирофосфата, действуют в тесной взаимосвязи с внутриклеточным железом. Повышение содержания в дрожжах активного железа (или активирование его) способствует распаду, а понижение содержания железа или инактивирование его способствует образованию легко гидролизуемого по Ломану пирофосфата.

Каков механизм этой взаимосвязи, нам неизвестно. Бесспорным остается факт, что путем включения кислорода воздуха активированием системы Варбурга — Кейлина или блокированием этой системы ортофосфатом можно управлять действием ферментов, способствующих образованию или распаду легко гидролизуемых богатых энергией пирофосфорных связей.

На основании приведенного и предыдущих исследований можно также представить себе механизм регулирования процесса диссимиляции сахара живыми физиологически активными дрожжами в условиях аэробного брожения. Из приведенного следует, что процесс дыхания живой физиологически активной клетки в связи с накоплением в ней некоторых запасов ортофосфорной кислоты (за счет поступления извне и за счет гидролити-

ческого распада внутриклеточных пирофосфатов [1]) и в той или иной части инактивируется. Это происходит в результате обратимого частичного блокирования внутриклеточной железосодержащей дыхательной ферментативной системы (K_0) при помощи ортофосфата. Одновременно с обратимым инактивированием железосодержащей дыхательной системы дрожжей наступает процесс образования легко гидролизуемых по Ломану пирофосфатов. Образовавшиеся пирофосфорные соединения реактивируют железо и связанный с ним процесс дыхания. В свою очередь в результате реактивирования дыхания внутриклеточные пирофосфаты превращаются в ортофосфат, который, блокируя дыхательное железо, инактивирует процесс дыхания и т. д.

Таким образом, получается, что дыхание живой физиологически нормальной клетки регулируется при помощи приводимой схематической обратимо протекающей реакции ортофосфат ⇌ пирофосфат и [2] метаболитов-комплексообразователей. В свою очередь реакция ортофосфат ⇌ ⇌ пирофосфат регулируется активным внутриклеточным железом и процессом дыхания клетки в целом. Поскольку процесс образования пирофосфатов связан с аккумулированием энергии, а распад пирофосфатов до свободной ортофосфорной кислоты связан с освобождением энергии, естественно, что описанный экспериментально обоснованный механизм служит также для регулирования энергетических процессов живой клетки. Последнее утверждение показано также на многочисленных фактах, приведенных в наших ранних исследованиях.

Выводы

1. Размножение дрожжей на средах, содержащих около 8 мг% Fe, приводит к обогащению их железом, часть которого, повидимому, состоит из гематинового дыхательного железа.
2. В результате обогащения дрожжей железом дыхание их интенсифицируется, процесс брожения при этом ослабевает (усиливается эффект Пастера).
3. Дрожжи, обогащенные железом, т. е. интенсивно дышащие дрожжи, размножаются с пониженным экономическим коэффициентом.
4. Размножение дрожжей на среде, обогащенной железом, приводит к снижению содержащихся в них пирофосфорных связей (P_7).
5. Дрожжи, содержащие мало общего и (вероятно) гематинового железа, или дрожжи, железосодержащие ферменты которых заблокированы частично ортофосфатом, синтезируют в процессе своего размножения больше пирофосфорных связей (P_7), чем дрожжи с активными железосодержащими дыхательными ферментами.

Ленинградский технологический институт пищевой промышленности

Получено 20. IV. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Малков А. М. Метод быстрого определения железа. Химическая пром-сть, 1931.
2. Малков А. М. Механизм регулирования углеводного обмена дрожжей. Микробиология, XVI, 127, 1947.
3. Малков А. М. О направленности действия пирофосфатазных ферментов дрожжей. ДАН СССР, 77, 87, 1, 1951.
4. Малков А. М. Роль фосфатов в окислительных процессах 12. Тр. Ленингр. технолог. ин-та пищевой пром-сти, 2, 47, 1951.
5. Малков А. М. и Месонжник А. Я. Роль фосфатов в окислительных процессах 7. Українский хемічний журнал, 12, 4, 153, 1937.

[1] Под понятием пирофосфат здесь и в других местах подразумеваются неорганические и органические соединения, содержащие пирофосфорные связи.

О НАПРАВЛЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ АКТИНОФАГОВ

Я. И. Раутенштейн

Способность бактериофагов изменять свои морфологические, культуральные (размер и форму стерильных пятен или так называемых негативных колоний) и литические свойства известна давно. Исследователи, изучавшие бактериофагию, не могли не обратить внимания на следующие два важных явления: 1) на изменчивость фагов и 2) на способность культур, чувствительных к фагу, образовывать фагоустойчивые варианты.

Накопился обширный фактический материал как по вопросу об изменчивости бактериофагов, так и по вопросу образования фагоустойчивых культур.

Однако до сих пор нет единой трактовки вопроса о причинах возникновения измененных фагов и образования фагоустойчивых культур.

Между тем вопрос этот имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение. Проблема борьбы с фагом является весьма актуальной для ряда производств (сыродельной, ацетонобутиловой, антибиотической промышленности и др.). Как показали исследования Кац-Чернохвостовой [1] и многих других советских, а также зарубежных исследователей, вопрос о практическом использовании фагов для целей быстрой идентификации некоторых культур имеет важное значение.

Сертик (Sertic [8]) показал возможность получения вариантов бактериофагов, способных лизировать бактериальные штаммы, устойчивые к исходному фагу. Этот автор появление видоизмененных фагов рассматривал как результат адаптации исходного фага к фагоустойчивой культуре.

Значительная же часть зарубежных исследователей (Лурия, Luria [5], Херши, Herschey [4] и многие другие) изменчивость фагов и возникновение фагоустойчивых культур трактуют с позиций вейсмано-морган овской мутационной теории.

По их мнению, фаги с новыми свойствами возникают в результате случайных мутаций. Внешние условия играют лишь роль факторов, ускоряющих их образование и способствующих отбору заранее возникших в культуре измененных форм.

Фагоустойчивые формы, по их мнению, также возникают в культуре случайно. Роль фага трактуется ими как чисто селекционирующая: фаг лизирует чувствительные клетки и в культуре сохраняются предсуществовавшие в ней устойчивые формы.

Лурия [5] считает, что мутации фага происходят внутри клетки хозяина и при этом освобождается смесь нормальных и мутантных частиц фага.

Однако никаких доказательств этому он не приводит. Более того, он сам подчеркивает, что произвести количественный анализ в этом направлении невозможно из-за ряда технических трудностей.

Между тем экспериментальный материал, приводимый в некоторых работах этого же автора (Лурия и Хуман, Luria a. Human, [6]), а также в работах других авторов (Бертани и Вейгль, Bertani a. Weigle [3]), наглядно показывает, что изменчивость исследованных ими бактериофагов в первую очередь зависила от клетки-хозяина и что бактериофаги очень чутко реагируют даже на физиологическое состояние клетки.

Подтверждением адаптивной изменчивости могут служить опыты Мутсарса (Mutsaars [7]).

Известно, что акрихиновые соединения являются ингибиторами бактериофагов (Рыжков, [2]). Мутсарс показал возможность адаптации бактериофага кишечной палочки к акрихину при выращивании его на среде с этим ингибитором.

Настоящая работа посвящена вопросу изменчивости актинофагов.

Экспериментальная часть

Изучалась изменчивость актинофагов разных видов актиномицетов (Act. griseus, Act. globisporus, Act. coelicolor и др.).

В наших опытах по направленному изменению актинофагов ставилась цель получить такие варианты актинофага, которые обладали бы способностью лизировать устойчивые к исходному актинофагу культуры одного и того же вида актиномицета.

В целях выбора среды, наиболее благоприятной для проявления литического действия актинофага, нами была проведена работа по испытанию ряда сред. Оказалось, что для проявления литического действия большинства испытанных нами актинофагов разных видов актиномицетов обычно благоприятны те среды, на которых данные актиномицеты хорошо развиваются: картофельный агар, МПА и МПБ, агаризованные или жидкие среды из сухого мясного порошка и из гидролизата мяса рыбы и др. Некоторые актинофаги хорошо лизировали и на синтетической среде Чапека.

Однако сравнительное изучение ряда сред показало, что из твердых сред (агаризованных) наиболее благоприятной для многих актиномицетов является предлагаемый нами пептонно-кукурузный агар (ПКА), как среда богатая аминокислотами и содержащая соли кальция.

Состав этой среды следующий:

Глюкоза	10,0 г
NaCl	5,0 »
$CaCl_2$	0,5 »
Пептон	5,0 »
Кукурузный экстракт	5,0 »
Агар-агар	20,0 »
Вода водопроводная .	1000 мл

Лизис очень хорошо протекал также и на среде из сухого мясного порошка и из гидролизата рыбы. В наших опытах мы преимущественно пользовались пептонно-кукурузной средой.

Для направленного изменения актинофагов применялась следующая методика.

На поверхность агаризованной питательной среды (ПКА) в чашках Петри наносились споры фагоустойчивой культуры актиномицета, которые шпателем распределялись по всей поверхности среды. Затем на поверхность этого свежеприготовленного газона наносилось несколько капель того актинофага, против которого данная культура стала устойчивой. Чашки ставились в термостат при 26—27° и просматривались ежедневно в течение нескольких дней.

Как правило, через 24 часа вся поверхность среды зарастала сплошь мицелием фагоустойчивой культуры без всяких признаков лизиса. Дальнейшие наблюдения за этими чашками показывали, что только в отдельных случаях через 48—72 часа, а иногда и позднее, появлялись единичные негативные колонии актинофага (рис. 1).

Появление этих негативных колоний явилось показателем того, что отдельные частицы актинофага, нанесенные на устойчивую к нему культуру, изменились и приобрели способность лизировать эту устойчивую культуру.

Из таких изолированных негативных колоний выделялся видоизмененный актинофаг, который в дальнейшем размножался уже на той культуре актиномицета, на которой он был получен.

Необходимо отметить, что не всегда появление на газоне фагоустойчивой культуры негативных колоний при нанесении на нее актинофага, к которому она устойчива, означает образование видоизмененного актинофага.

Если в устойчивой к данному актинофагу культуре имеются отдельные чувствительные клетки, то при контакте с актинофагом они лизируются и служат источником появления негативных колоний.

Для того чтобы выяснить, каково происхождение образовавшихся негативных колоний, необходимо произвести из них рассев на газон фагоустойчивой культуры. Только при наличии лизиса этой культуры можно считать, что данные негативные колонии принадлежат видоизмененному актинофагу.

Видоизменить актинофаги также удавалось при совместном выращивании их с устойчивой культурой на жидких средах, благоприятных для фаголизиса.

Пользуясь описанной методикой, мы направленно видоизменили ряд актинофагов. Некоторые актинофаги удалось изменить последовательно несколько раз.

Так, например, исходный актинофаг культуры Act. globisporus, обозначаемый нами как актинофаг I типа, лизировавший только одну чувствительную к нему культуру, удалось видоизменить в актинофаг II типа, лизирующего устойчивые к актинофагу I типа культуры, а затем в актинофаг III типа, способного лизировать культуры, устойчивые к актинофагам I и II типов.

Наши исследования показали, что не все актинофаги одинаково легко поддаются изменению. Из исследованных нами актинофагов наиболее легко удавалось изменять актинофаг культуры Act. globisporus I типа в актинофаг II типа. Более трудным оказалось превращение актинофага II типа этого актиномицета в актинофаг III типа.

Из всех имевшихся у нас разных штаммов актинофагов I типа к культуре Act. globisporus удавалось выращиванием их на фагоустойчивой культуре получить актинофаг II типа.

Однако разные штаммы актинофагов I типа отличаются между собой тем, что одни более лабильны и сравнительно легко образуют видоизмененные формы, чем другие. Здесь, видимо, сказываются индивидуальные особенности каждого штамма актинофага.

Измененные актинофаги культуры Act. globisporus отличались от исходного не только по своим литическим свойствам, но и по ряду других свойств, а именно:

1) размером негативных колоний;

2) скоростью и количеством вторичного роста, образуемого чувствительной культурой при воздействии на нее актинофагом;

3) латентным периодом, т. е. временем между инфицированием и началом лизиса.

Сравнительно наиболее крупные негативные колонии образует актинофаг I типа — от 1 до 3 мм в диаметре (рис. 2).

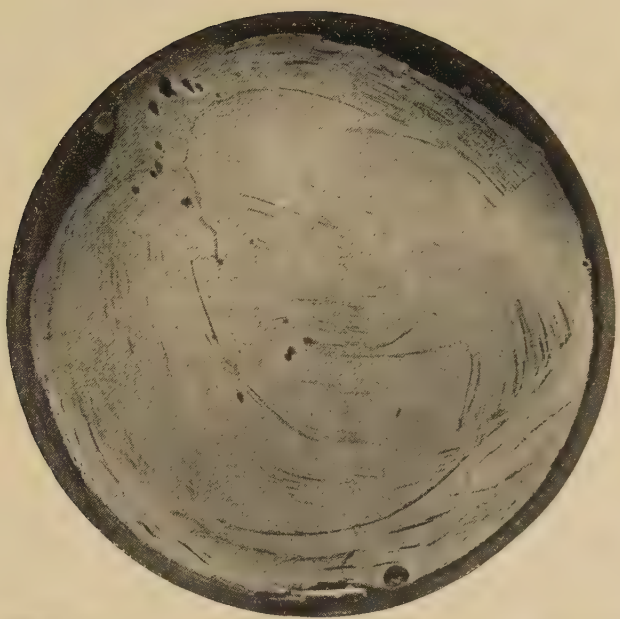
Негативные колонии актинофага II типа меньше — от 0,5 до 1,75 мм в диаметре (рис. 3).

Еще меньше размер негативных колоний у актинофага III типа — 0,2—0,4 мм в диаметре (рис. 4 и 5).

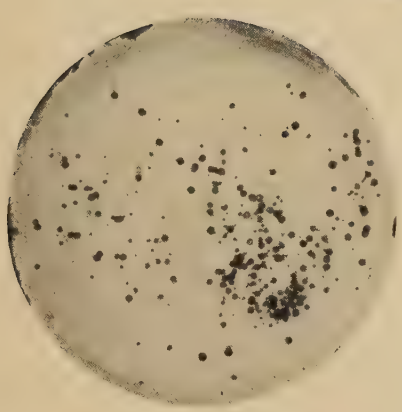
При воздействии актинофагом I типа на чувствительную к нему культуру всегда наблюдается быстрое появление вторичного роста, который бывает весьма обилен на жидких и твердых средах (рис. 6).

При воздействии актинофагом II типа на эту же культуру вторичный рост или вовсе не образуется (рис. 7), или образуется весьма скудный в виде единичных негативных колоний и в более поздние сроки.

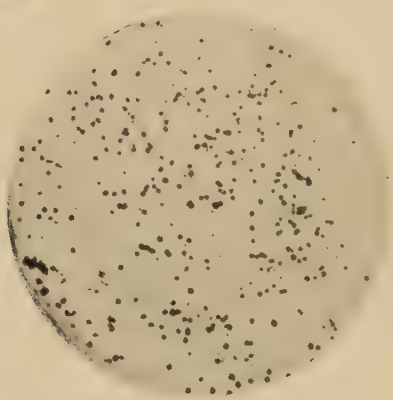
Вторичный рост, появляющийся при воздействии актинофагом III типа, также имеет свои специфические особенности. При воздействии акти-



1



2

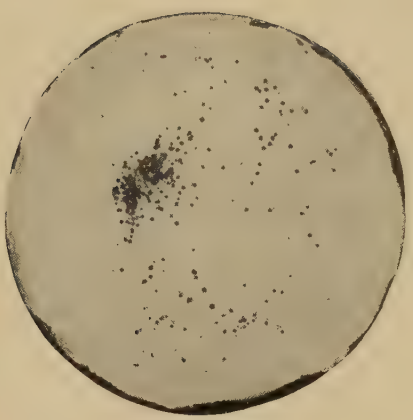


3

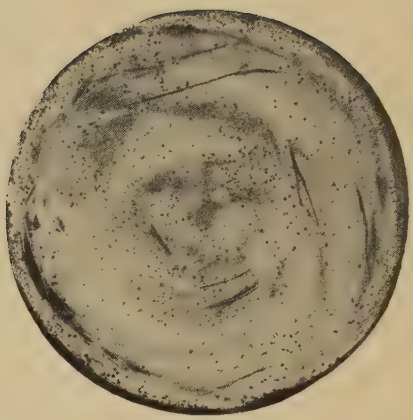
Рис. 1. Газон культуры актиномицета, куда был нанесен актинофаг, к которому эта культура устойчива. Через 48 час. появились негативные колонии видоизмененного актинофага

Рис. 2. Негативные колонии актинофага I типа Act. globisporus на культуре Б, чувствительной к актинофагам I, II и III типов. Среда ПКА. 0,6 натур. вел.

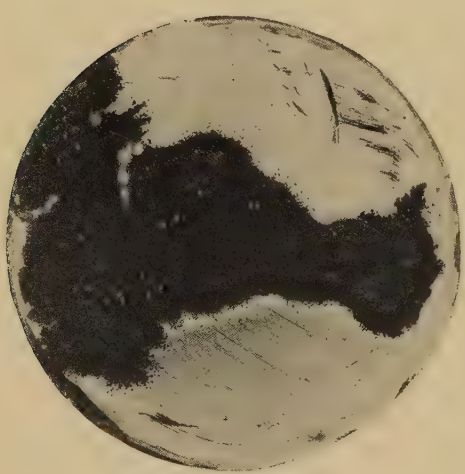
Рис. 3. Негативные колонии актинофага II типа Act. globisporus на культуре Б. Среда ПКА. 0,6 натур. вел.



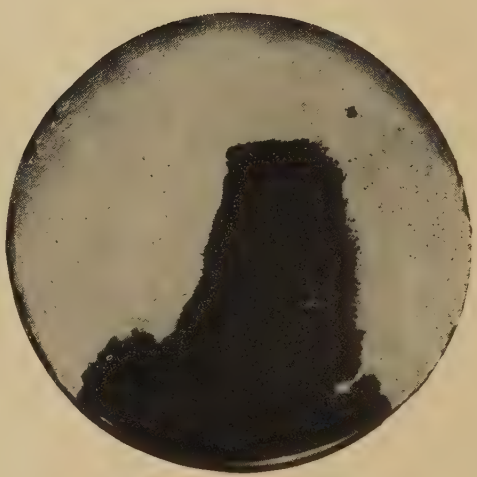
4



5



6



7

Рис. 4. Негативные колонии актинофага III типа Act. globisporus на культуре Б. Среда ПКА. 0,6 натур. вел.

Рис. 5. Негативные колонии актинофага III типа Act. globisporus на культуре Б / I, II (устойчивой к актинофагам I и II типа). Среда ПКА. 0,6 натур. вел.

Рис. 6. Газон двухдневной культуры Act. globisporus Б, на который был нанесен актинофаг I типа. Много колоний вторичного роста

Рис. 7. Газон культуры Act. globisporus Б, на который был нанесен актинофаг II типа. Вторичного роста нет в течение 12 дней

нофагом III типа на культуру, устойчивую к актинофагам I и II типов, но чувствительную к актинофагу III типа, вторичный рост в виде отдельных колоний образуется очень редко.

Большей же частью лизированный вначале полностью участок газона (рис. 8) постепенно зарастает сплошь воздушным мицелием вторичного роста, отличным по своему развитию от мицелия нормальной культуры (рис. 9, 10, 11).

Приведенные данные говорят о том, что характер вторичного роста, частота его появления и количество его зависят не столько от культуры актиномицета, сколько от свойств данного актинофага.

Поэтому характер вторичного роста может в ряде случаев служить важным признаком при определении типов разных актинофагов и их изменчивости.

Если, например, при воздействии актинофагом I типа культуры Act. globisporus на чувствительную к нему культуру не образуется вторичный рост, то это большей частью является показателем того, что данный актинофаг изменился и содержит в себе в большом количестве частицы актинофага II типа.

По размерам и форме своих частиц видоизмененные актинофаги культуры Act. globisporus существенно не отличались от исходных (рис. 12, 13, 14).

Можно только отметить, что у актинофагов I типа несколько более четко выступает неоднородность строения головки корпускула.

Как отмечалось, измененные фаги отличались друг от друга латентным периодом. В табл. 1 приведены данные о сроках заметного простым глазом начала и конца лизиса при нанесении на газон одной и той же культуры актиномицета актинофагов I, II и III типов, к которым эта культура чувствительна.

Таблица 1

Среда	Актинофаг I типа		Актинофаг II типа		Актинофаг III типа	
	начало	конец через	начало	конец через	начало	конец через
Картофельный агар	15 час.	23 ч. 30′	28 час.	28 час.	21 ч. 30′	48 час.
Агаризованная среда из сухого мясного порошка	14 »	21 ч. 30′	18 »	24 »	19 ч. 30′	27 »
Пептонно-кукурузная среда . . .	13 »	18 час.	14 »	21 ч. 30′	18 час.	21 ч. 30′

Данные табл. 1 показывают, что измененные актинофаги отличаются несколько замедленным лизисом, причем у актинофага III типа замедление лизиса более резко выражено, чем у актинофага II типа.

Среда выращивания также оказывает определенное влияние на скорость лизиса.

Как образуются видоизмененные актинофаги?

Предшествовали ли они в фаголизате или вновь образовались при контакте с фагоустойчивой культурой?

Убедительным ответом на этот вопрос могут служить данные табл. 2 о сроках появления фагов с новыми свойствами при нанесении их на газон устойчивой к ним культуры.

Как видно из данных табл. 2, при нанесении актинофагов I и II типов на свежий газон чувствительной к ним культуры явный лизис никогда не появляется позднее чем через 24 часа с момента нанесения фага; на среде ПКА он обычно наступает еще раньше (табл. 1).

Если бы частицы видоизмененного актинофага уже имелись в фаголизате до нанесения его на газон фагоустойчивой культуры, то они должны

Таблица 2

№ культуры	Характеристика культуры актиномицета	Время появления участков с лизированным мицелием или отдельных негативных колоний при нанесении	
		актинофага I типа	актинофага II типа
Б	Исходная, чувствительна к актинофагам I, II и III типов	Полный лизис не позднее 24 час.	Полный лизис не позднее 24 час.
Б/I	Устойчива к актинофагу I типа, чувствительна к актинофагу II и III типа	Единичные негативные колонии через 48—72 часа *	Полный лизис не позднее 24 час.
Б/I,II	Устойчива к актинофагу I и II типа, чувствительна к актинофагу III типа	Единичные негативные колонии через 48—72—96 час.	Очень редко единичные негативные колонии через 72—96 час. **

* Выделен актинофаг II типа.
** Выделен актинофаг III типа.

были бы вызвать лизис в сроки, свойственные данному актинофагу, т. е. ни в коем случае не позднее чем через 24 часа.

На самом же деле появление видоизмененных актинофагов обнаруживается в более поздние сроки, а именно через 48, 72 и 96 часов.

Следовательно, видоизмененных актинофагов в примененном в опытах фаголизате не было, и они образовались в результате взаимодействия с соответствующей фагоустойчивой культурой. Для образования этих видоизмененных актинофагов необходим был некоторый период времени, который может быть разным для различных актинофагов.

Далее следует отметить, что актинофаги изменились соответственно тем новым условиям, в каких они были поставлены, т. е. они приобрели способность лизировать именно ту культуру актиномицета, совместно с которой они выращивались.

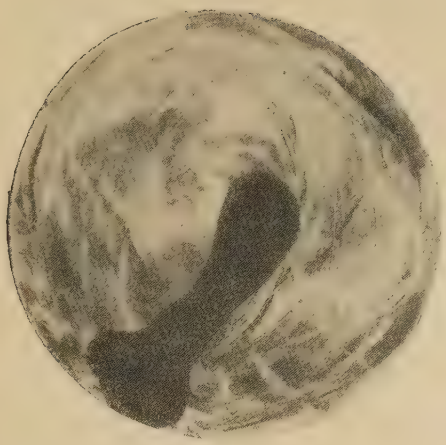
Систематические наблюдения за видоизмененными актинофагами показали, что вновь приобретенные свойства стойко сохраняются в многочисленных последующих генерациях при выращивании их на соответствующих культурах, т. е. на тех, способность лизировать которых они приобрели.

Следовательно, изменение наследственности, приобретение актинофагами новых свойств обуславливается условиями их жизни и адэкватно этим условиям.

Наглядным доказательством зависимости изменчивости актинофагов от культуры, на которой они выращиваются, могут служить данные следующего опыта (табл. 3).

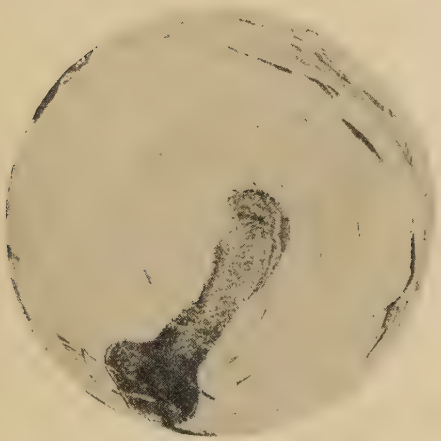
На газон культуры Act. globisporus Б/II, устойчивой к актинофагу II типа, но чувствительной к актинофагу I типа, наносился актинофаг II типа. Этот актинофаг вызывает явный лизис чувствительной к нему культуры не позднее чем через 24 часа обычно без последующего образования вторичного роста. Если бы данная культура актинофага содержала в себе частицы, способные лизировать культуру Б/II, то они должны были бы обнаружиться через 24 часа образованием единичных негативных колоний. Однако, как видно из данных табл. 3, единичные негативные колонии появились на газоне культуры Б/II только через 72 часа. Следовательно, исходный фаголизат их не содержал, и они образовались лишь впоследствии в результате совместного выращивания с устойчивой к ним культурой.

Наибольший интерес в данном опыте представляет то, что выделенный при описанных условиях опыта видоизмененный актинофаг II типа

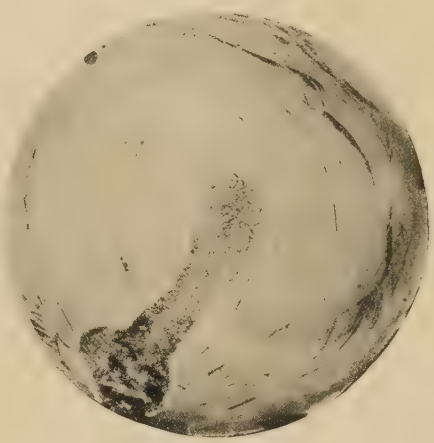


8

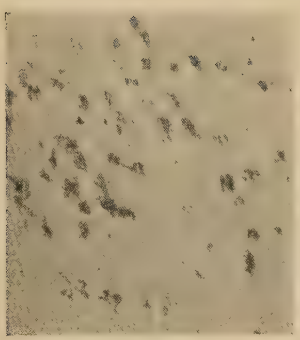
9



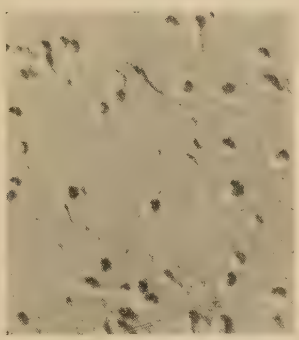
10



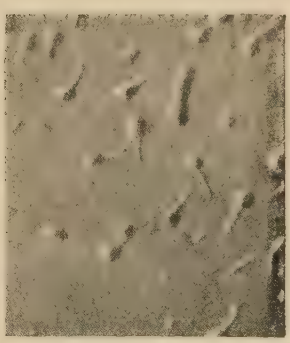
11



12



13



14

Рис. 8. Газон культуры Act. globisporus Б / I, II (устойчивой к актинофагам I и II типов), на который был нанесен актинофаг III типа. Через 24 часа — полный лизис, вторичного роста еще нет

Рис. 9. Этот же газон через 48 час.

Рис. 10. Этот же газон через 72 часа

Рис. 11. Этот же газон через 96 часов

Рис. 12. Актинофаг I типа. Ув. 29 000 ×

Рис. 13. Актинофаг II типа. Ув. 29 000 ×

Рис. 14. Актинофаг III типа. Ув. 29 000 ×

Таблица 3

№ культуры	Характеристика культуры актинофагов	Результаты нанесения актинофагов						Свойства актинофага II типа, видоизмененного на культуре Б/II, через		
		I типа через			II типа через					
		24 часа	48 час.	72 часа	24 часа	48 час.	72 часа	24 часа	48 час.	72 часа
Б	Исходная, чувствительна к актинофагам I, II и III типов	+	+ Вторичный рост	+	+	+	+	+	+ Вторичный рост	+
Б/I	Устойчива к актинофагу I типа, чувствительна к актинофагу II типа	—	—	—	+	+	+	+	+	+
Б/II	Устойчива к актинофагу II типа, чувствительна к актинофагам I и III типов	+	+ Вторичный рост	+	—	—	+ Иногда единичные негативные колонии*	+	+ Вторичный рост	+

Примечание. + обозначает наличие лизиса; — отсутствие лизиса.

* Выделен актинофаг II типа, видоизмененный на культуре Б/II.

обладал признаками, свойственными актинофагам II типа, т. е. лизировал все те же культуры, что и актинофаг II типа, и, кроме того, приобрел на культуре Б/II, чувствительной к актинофагам I типа, некоторые свойства актинофага I типа, а именно способность вызывать образование обильного вторичного роста (табл. 3).

Получить описанного типа видоизменения актинофагов нам неоднократно удавалось в аналогичных условиях опыта и с другими культурами актиномицетов, обладающими свойствами культуры Б/II. Эти опыты убедительно показывают, что изменение свойств актинофагов целиком зависит от культуры-хозяина.

Выше нами было отмечено, что при взаимодействии актинофага культуры Act. globisporus I типа с чувствительной к нему культурой вторичный рост, состоящий обычно из фагоустойчивой формы актиномицета, образуется очень скоро и в большом количестве как на жидких, так и на агаризованных средах (см. рис. 6). Поэтому этот актинофаг при выращивании его с чувствительной к нему культурой, в особенности на жидких средах, очень скоро сталкивается с устойчивой к нему культурой и часть его корпускул может при этом видоизмениться в актинофаг II типа. В результате этого можно получить фаголизат актинофага I типа, содержащий в себе уже часть видоизмененных частиц актинофага, т. е. смесь актинофагов I и II типов. Это обстоятельство следует учитывать как при приготовлении фагов, обладающих указанными свойствами актинофага I типа Act. globisporus, так в особенности в опытах по изменчивости фагов.

Для того чтобы сохранить чистоту актинофага I типа, размножение его производили следующим образом. В колбы с жидкой средой, благоприятной для фаголизиса, вносились одновременно споры актиномицета и актинофаг.

Колбы ставились на качалку при 26—27°. Срок выращивания должен быть максимально коротким и прекращен при просветлении среды до появления вторичного роста.

Каждый фаголизат обязательно проверяется на культуре устойчивой к актинофагу I типа.

При наличии в фаголизате видоизмененных частиц можно из такой смеси актинофагов отделить и получить чистую культуру актинофага I типа. Для этого на свежеприготовленный газон актиномицета, устойчивого к актинофагу I типа, наносят несколько капель данного фаголизата и чашки ставят в термостат при 26—27° на 3—4 дня. После этого чашки внимательно просматривают и из тех участков, по которым растеклись капли актинофага и на которых нет никаких признаков лизиса, берут небольшой кусочек агара и переносят его в колбу с чувствительной к актинофагу I типа культурой. Этим способом можно получить фаголизат, содержащий только частицы актинофага I типа.

Среди испытанных нами актинофагов культур Act. globisporus и других видов актиномицетов оказалось много, обладающих той же способностью быстро изменяться, как и актинофаги I типа культуры Act. globisporus. Этими же свойствами обладают, судя по литературным данным, и многие бактериофаги. Поэтому описанные особенности некоторых актинофагов должны учитываться как при сохранении фагов, так в особенности в опытах по изменчивости. Игнорирование этого может привести к ложным выводам о причинах изменчивости.

Наши опыты с изменением свойств актинофагов Act globisporus показали, что видоизменить актинофаг I типа в актинофаг II типа удается совершенно легко. В то же время видоизменить актинофаг II в актинофаг III типа удается с трудом и положительные результаты получаются только после многочисленных попыток.

Выводы

1. Образование актинофагов с новыми свойствами, стойко передающимися в последующих генерациях, происходит в результате прямого приспособления их к новым условиям существования, т. е. обуславливается условиями их жизни.

Это дает возможность направленно получать из фагов данного вида микробов варианты с новыми литическими и другими свойствами.

2. При изучении закономерностей изменчивости фагов следует учитывать особенности каждого применяемого в опытах фага и культуры — хозяина.

3. Полученные данные об изменчивости актинофагов говорят о несостоятельности концепций вейсманизма-морганизма в объяснении этих явлений.

Институт микробиологии
Академии наук СССР
Москва

Получено 20. XI. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кац-Чернохвостова Л. Я. Проблема фаготипажа брюшнотифозных и паратифозных микробов и ее эпидемиологическое значение. Журн. микроб., эпид. и иммуноб., № 8, стр. 3, 1947.
2. Рыжков В. Л. Некоторые закономерности действия подавителей вирусов и фагов. ДАН СССР, **83**, № 5, стр. 1049, 1950.
3. Bertani G. a. Weigle J. Host controlled variation in bacterial viruses. J. Bact., **65**, № 2, 113, 1953.
4. Herschey A. D. Mutation of bacteriophage with respect to type of plaque. Genetics, **31**, 620, 1946.
5. Luria S. E. Mutation of bacterial viruses affecting their host range. Genetics, **30**, 84, 1945.
6. Luria S. E. a. Human M. L. A nonhereditary host-induced variation of bacterial viruses. J. Bact., **64**, No 4, 557, 1952.
7. Mutsaars W. Adaptation of a coli phage to an acridine. Nature, **165**, No. 4193, 397, 1950.
8. Sertic V. Procédé d'obtention de variantes du bactériophage, adaptées à lyser des formes bactériennes secondaires. C. R. Soc. Biol., **100**, 612, 1929.

К ИЗУЧЕНИЮ ФИЛЬТРУЮЩИХСЯ ФОРМ ГЕМОЛИТИЧЕСКОГО СТРЕПТОКОККА

Е. А. Штерн

Хотя существование фильтрующихся форм у бактерий известно давно, природа этих форм и условия их возникновения трактуются по-разному. Одни исследователи считают их стадией нормального цикла развития микробов и склонны приписывать им серьезную роль в патологии инфекционных процессов и в их эпидемиологии. Такого рода суждения высказывались, например, в отношении скарлатины, в возникновении которой некоторые авторы считают повинными фильтрующиеся формы гемолитических стрептококков. Другие исследователи полагают, что фильтрующиеся формы возникают из неклеточных образований при нарушении целости микробной клетки под влиянием различных воздействий.

Настоящая работа, которая проводилась нами по заданию В. И. Иоффе, имела целью выяснить условия и частоту появления фильтрующихся форм, процесс регенерации их и выявить отличия получаемых при этом культур от исходной. Нам казалось, что таким путем удастся получить данные для суждения о природе фильтрующихся форм и об их роли в патологии инфекционного процесса.

Исследования проводились на культурах гемолитических стрептококков, выделенных от больных скарлатиной и остеомиэлитами.

Были изучены 1000 фильтратов бульонных культур гемолитического стрептококка. Культуры разного возраста (от суточных до 10-дневных) фильтровались через свечи трех различных марок с одинаковой величиной пор. Для работы применялись свечи Шамберлена F фарфорового завода им. Ломоносова и Научно-исследовательского керамического института. Выращивание проводилось в термостате при 37°.

Наблюдения велись в течение длительного времени (до трех месяцев) с повторными высевами из исходных фильтратов на свежую питательную среду.

Продолжительное (до трех месяцев) выдерживание в термостате фильтратов мясо-пептонного бульона, в котором развивались до фильтрации культуры стрептококка, не дало результатов. Ни в одном из 500 фильтратов не было отмечено роста, несмотря на неоднократные отсевы и пересевы. Повидимому, продукты обмена стрептококка настолько изменяли среду, что она оказывалась не подходящей для развития культур из фильтрующихся форм.

Такие культуры удавалось получить лишь при засеве фильтратов в количестве нескольких миллилитров в большой объем свежей питательной среды с последующим длительным выдерживанием в термостате и периодическими высевами на кровяной агар.

Положительные результаты были, естественно, тем чаще, чем большее количество фильтрата засевалось на свежую среду. Можно было вытитровать предельное минимальное количество фильтрата, которое давало рост при пересевах, а, зная число живых микробов в том же объеме культуры до ее фильтрования, вычислить, на какое число полноценных живых клеток приходится одна фильтрующаяся форма, способная к регенерации. Оказалось, что при засеве 0,08 мл фильтрата культуры, содержавшей (до фильтрации) 180 млн. жизнеспособных клеток в 1 мл, не удалось полу-

чить роста ни одной культуры. При засеве 0,4 мл того же фильтрата положительные результаты получены в 5,5%; при увеличении посева до 2 мл был получен рост в 29,6%, а при засеве 10 мл фильтрата — в 50%.

Эти данные указывают, что количество фильтрующихся форм, способных регенерировать, крайне ничтожно: одна такая форма приходится на 15—20 млн. полноценных клеток в жидкой культуре.

Мы попытались уточнить в дальнейших опытах вероятное число фильтрующихся форм, которые потенциально способны регенерировать в микробную клетку, а также выяснить темпы этого процесса.

Для получения ответа на первый вопрос были поставлены следующие опыты. Фильтрат стрептококковой культуры, содержавшей 320 млн. жизнеспособных клеток в 1 мл, был засеян в 4 колбы по 2 мл на 50 мл жидкой среды (бульон с 0,1% агара). Через 1, 3, 5 и 10 дней производился пересев в 20 колб, причем засевалось по 2 мл на 30 мл той же среды. Через 5 и 10 дней делались высевы из колб вторичного посева на чашки с кровяным агаром, которые тщательно изучались. В части случаев удалось таким путем получить рост атипичных форм, которые регенерировали в дальнейших пересевах в стрептококки (табл. 1).

Таблица 1

Определение числа фильтрующихся форм в фильтрате

Срок выращивания первичного засева в днях	Пересев		
	число засеянных колб	число колб, в которых удалось установить фильтрующиеся формы	
		через 5 дней роста	через 10 дней роста
1	20	7	4
3	20	0	6
5	20	5	0+2
10	20	4	0+1

Как видно, удлинение срока выращивания первичного засева не приводило к увеличению числа положительных результатов: фильтрующиеся формы, способные регенерировать, были обнаружены в 4—7 колбах из 20 при выращивании в течение 5 суток. Более продолжительное выращивание (10 дней) дало лишь в одном случае увеличение числа положительных результатов. В остальных оно снизилось, и высевы из колб, в которых через 5 дней роста удалось обнаружить фильтрующиеся формы, дали отрицательный результат. Правда, фильтрующиеся формы были обнаружены в других единичных колбах, посевы из которых на сроке в 5 дней дали отрицательный результат.

Эти данные указывали, во-первых, на малую жизнеспособность фильтрующихся форм и, во-вторых, на отсутствие сколько-нибудь заметного увеличения их числа в первичном засеве на протяжении 10 суток.

Проведенные опыты позволили произвести приблизительно расчеты числа фильтрующихся форм, способных к регенерации, и установить какая часть из них фактически прорастает.

Если допустить, что в 1 мл фильтрата содержалось x фильтрующихся форм, то в первичной колбе их число в 1 мл среды равно $\frac{x}{25}$, а во вторичной колбе $\frac{x}{25 \cdot 15}$. Если бы при высеве на плотные среды удалось обнаружить микробные формы во всех случаях, т. е. во всех засеянных 80 колбах, то можно было бы считать, что в каждой из них имеется хотя бы одна фильтрующаяся форма, способная регенерировать. В таком случае мини-

мальное число таких образований в 1 мл фильтрата составило бы 25×15, т. е. 375. На самом же деле положительные результаты были получены лишь в 25 посевах из 80, т. е. примерно в 1 посеве из 3. Это приводит к заключению, что число фильтрующихся форм в 1 мл фильтрата было в 3 раза меньшим и равнялось 125.

Вместе с тем полученные результаты указывали, что прорастают не все фильтрующиеся формы, способные регенерировать. Так, засеяно было 20 колб (вторичных) по 2 мл, т. е. израсходовано 40 мл из первичного засева. Положительные результаты при высевах на плотную среду были получены минимально в отношении 5 и максимально в отношении 11 колб. Это указывает, что в 40 мл из первичного засева имелось от 5 до 11 фильтрующихся форм, которые фактически проросли. А по расчету, приведенному выше, форм, способных прорасти, должно было содержаться в 40 мл первичного засева $\frac{125}{25} \cdot 40 = 200$. Таким образом, фактически проросло лишь от 2,5 до 5% из способных регенерировать форм.

Для выяснения второго вопроса — о темпах регенерации — были поставлены две серии опытов.

В первой из них фильтрат стрептококковой культуры был посеян, как и в предыдущем опыте, в несколько колб по 2,0 мл на 50 мл среды. Через 1, 4, 6 и 8 дней из колб производился пересев в пробирки с той же средой. Засевалось от 1 мл до 0,0001 мл. Через 5 и 10 дней пребывания в термостате производились высевы на чашки с кровяным агаром, которые тщательно изучались на предмет выявления роста.

Таблица 2

Определение темпов регенерации на жидких средах

Продолжительность выращивания первичного засева фильтрата в жидкую среду в днях	Пересев в жидкую среду в мл									
	1,0	0,1	0,01	0,001	0.0001	1,0	0,1	0,01	0,001	0,0001
	высев через 5 дней					высев через 10 дней				
1	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—
4	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—
6	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—
8	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Как видно, выделить культуры удалось в тех случаях, когда пересев в жидкую среду производился в количестве 1,0 мл из первичного посева. Если это количество снижалось до 0,1 мл, то для получения положительного результата надо было удлинить срок выращивания первичного посева до 4—6 суток. Это указывает, что за этот срок количество образований, способных регенерировать, увеличилось в первичном засеве в 10 раз, что соответствует примерно 3 генерациям нормально развивающейся микробной культуры. Такие темпы размножения следует признать крайне низкими. Следует отметить, что и во втором пересеве на жидкой среде темпы регенерации были не более высокими. Как видно из данных, приведенных в первой графе табл. 2, увеличение срока выращивания пересевов с 5 до 10 дней привело лишь к тому, что удалось выделить культуры из тех пробирок, в которых было засеяно 0,1 мл из первичного посева.

Что касается уменьшения числа положительных результатов при длительном выдерживании в термостате колб с первичными засевами, то это вновь указывает на малую устойчивость фильтрующихся форм.

Во второй серии опытов изучались темпы регенерации при посевах на плотных средах.

С этой целью в несколько колб с 50 мл среды засевалось по 2,0 мл фильтрата стрептококковой культуры; через сутки из первичного посева

производился пересев по 2,0 мл на 30 мл среды. Через 5—6—8 и 10 дней делался высев по 0,1 мл на 16 пробирок с кровяным агаром. Посев на плотных средах выдерживался от суток до 6 дней; в разные сроки поверхность агара тщательно смывалась небольшим объемом физиологического раствора (0,5 мл), который переносился в жидкую среду. Отсюда производился через 4 дня высев на чашки с кровяным агаром. Они тщательно изучались для обнаружения роста. Результаты опытов приведены в табл. 3.

Таблица 3

Определение темпов регенерации на плотной среде

Продолжительность выращивания вторичных пересевов на жидких средах	Продолжительность роста на плотной среде			
	24 часа	48 час.	4 дня	6 дней
5 дней	0/4	0/4	2/4	0/4
6 „	0/4	1/4	3/4	2/4
8 „	0/4	1/4	3/4	2/4
11 „	1/4	1/4	1/4	0/4

Примечание. В знаменателе — общее число исследованных посевов с плотной среды; в числителе — количество положительных результатов.

Мы смогли использовать для ответа на поставленный вопрос лишь данные одного ряда, приведенные во второй графе таблицы, так как только в этом случае полученные результаты позволяли провести сравнительные количественные сопоставления. Как видно, в смыве с плотной среды через сутки роста не удалось обнаружить фильтрующихся форм; первый положительный результат (в одном посеве из четырех) был получен лишь после двухсуточного роста на плотной среде; удлинение срока выращивания до четырех суток повысило число положительных результатов (три из четырех посевов). Ввиду того что и в этом случае положительные результаты не составили еще 100% (т. е. число регенерирующих форм, имевшихся в смыве, не перешло за минимум, безусловно обеспечивающий положительный результат во всех случаях), можно было проводить сопоставления. Они указывали, что на плотной среде число образований, способных дать начало микробным формам, увеличилось за двое суток не более чем в три раза.

Результаты наших исследований показывают, что нет никаких оснований рассматривать фильтрующиеся формы гемолитического стрептококка, как стадию нормального его цикла развития. Действительно трудно себе представить такую стадию индивидуального развития, которая улавливалась один раз на 15—20 млн. клеток. Кроме того, организмы с такими невыгодными для существования вида стадиями, при которых имеется и малая жизнеспособность и потребность в сложных питательных средах и ничтожные темпы размножения, не могли бы сохраниться.

Правильнее предположить, что фильтрующие формы гемолитического стрептококка возникают при нарушении целостности микробной клетки из неклеточных образований, которые оказываются жизнеспособными и могут в известных условиях превращаться в целые клетки.

В пользу этого предположения говорит и увеличение фильтрующихся форм при растирании микробов, что имело место и в наших опытах.

В отношении микробиологической характеристики культур, получен-

ных из фильтрующихся форм, следует отметить, что при прорастании фильтрующихся форм на полужидких питательных средах образуется легкое помутнение, опалесценция, иногда крошковидный и зернистый осадок. Рост появляется не сразу, а через 4—7 дней. Процесс превращения невидимых форм в видимые может продолжаться от четырех дней до двух недель и более. На плотных питательных средах образуется тонкий, шагреневого типа, налет. Среди этого налета иногда появляются крошечные колонии, которые могут быть различимы только в лупу, так называемые микроколонии. Гемолиз отсутствует. При микроскопическом исследовании культур, дающих едва заметный налет, на поверхности питательной среды имеется обильная мелкая зернистость, кокки, разно окрашивающиеся по Граму, и тонкие нити с едва намеченной членистостью. Эти культуры описываются некоторыми исследователями как зернистая стадия развития микробов.

При микроскопическом исследовании культур, дающих «микроколонии», наблюдается резкий полиморфизм: разные по величине клетки в одной и той же цепочке, среди грамположительных клеток встречаются и грамотрицательные или окрашивающиеся нечетко по Граму.

Оба типа культур, так называемые «зернистая» и состоящая из «микроколоний», мало жизнеспособны и часто погибают при первых пересевах, но от них отщепляются при рассевах более жизнеспособные варианты и более приспособленные к условиям среды.

В процессе регенерации фильтрующихся форм нами было получено 113 культур. Из них лишь 10% по своим морфологическим, культуральным, биохимическим, серологическим и токсигенным свойствам не отличались от исходных штаммов. Большинство же — 60,2%, наоборот, отличались значительно от исходных культур. Это сказывалось в утрате той или иной ферментативной функции (гемолиз; ферментация углеводов) и в изменениях антигенных свойств.

Нами было проведено сравнительное серологическое изучение 48 культур, полученных из фильтрующихся форм в реакции агглютинации и в реакции связывания комплемента как в перекрестных опытах, так и в опытах адсорбции антител. Изучение проводилось посредством значительного набора сывороток, полученных путем иммунизации кроликов разными культурами.

Результаты опытов, указывали, что культуры, полученные из фильтрующихся форм, отличались в одних случаях утерей типового антигена, в других — группового антигена; отмечалось появление антигенных компонентов, не представленных в исходной культуре, но не одинаковых для всех изучаемых культур, что еще больше усиливало «пестроту» антигенной характеристики. Большинство культур, полученных из фильтрующихся форм, было значительно беднее в антигенном отношении по сравнению с исходным штаммом.

Как указывалось выше, мы имели в виду получить ответ и на вопрос о возможной роли фильтрующихся форм в патологии инфекционных процессов.

Низкий удельный вес фильтрующихся форм в микробной культуре и ничтожные темпы размножения говорят против попыток приписывать фильтрующимся формам какую-то особую роль в этом отношении. Учитывая, однако, что некоторые авторы продолжают приписывать фильтрующимся формам гемолитического стрептококка существенную роль в этиологии скарлатины, мы сочли нужным провести некоторые дополнительные исследования.

Было проверено, способны ли культуры, полученные из фильтрующихся форм, продуцировать эритрогенный токсин, роль которого в патогенезе скарлатины никем не оспаривается. Опыты показали, что только 10% культур, полученных после фильтрации, способны продуцировать токсин. Это были те культуры, которые по своим морфологическим,

культуральным, биохимическим и серологическим свойствам были тождественны или очень близки к исходным токсигенным штаммам.

Были поставлены опыты с полученными культурами и с сыворотками от больных скарлатиной. Опыты ставились главным образом с культурами, отличавшимися по тем или иным свойствам от исходных штаммов. Изучение проводилось с сыворотками от 30 больных, полученными в разные сроки болезни.

Во всех случаях результаты оказались отрицательными — ни одна сыворотка больного скарлатиной не реагировала с культурами, полученными после фильтрации.

Таким образом, не было никаких оснований приписывать фильтрующимся формам гемолитического стрептококка какую-то роль в патологии скарлатины.

Выводы

1. Количество фильтрующихся форм в микробной культуре крайне мало: одну форму удается обнаружить на 15—20 млн. полноценных клеток.

2. Приблизительные расчеты показывают, что из способных к регенерации фильтрующихся форм фактически прорастает 2,5—5%.

3. Темпы регенерации фильтрующихся форм чрезвычайно малы. Расчеты показывают, что за сутки происходит увеличение числа способных к регенерации форм не более чем в два раза.

4. Фильтрующиеся формы нельзя рассматривать как обязательную стадию развития микробов; они возникают в процессе регенерации микробных клеток из жизнеспособных неклеточных образований.

5. Варианты, полученные в результате регенерации фильтрующихся форм, в большинстве случаев резко отличаются по своим культуральным, биохимическим и антигенным свойствам от исходной культуры. Лишь в 10% были получены культуры, тождественные исходным.

6. Фильтрующиеся формы гемолитического стрептококка не играют роли в патологии скарлатины.

Институт экспериментальной медицины АМН СССР
Ленинград

Получено 19. IX. 1953 г.

ПРОТЕОЛИТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ СКЛАДЧАТОГО ВАРИАНТА ASPERGILLUS NIGER

С. З. Броцкая

Из года в год все больше расширяется область практического применения микроорганизмов в самых различных отраслях промышленности, сельского хозяйства и медицины. В связи с этим особое значение приобрели вопросы, связанные с селекцией микробов. В настоящее время многими исследователями установлено наличие коррелятивной связи между морфологическими особенностями у ряда культур и их физиологическими признаками. Это может быть успешно использовано при отборе микроорганизмов, обладающих определенными свойствами. Так, Имшенецким [3] показано, что экспериментально полученные им складчатые варианты Saccharomyces cerevisiae на жидких средах в аэробных условиях накапливали больше биомассы, чем исходная гладкая форма.

Интересные результаты были получены Шаинской [9], выделившей ряд вариантов уксуснокислых бактерий из группы Bact. Schüzenbachii, возникших в результате изменчивости культуры в условиях производства, а также Лойцянской, изучавшей Acetobacter acetovorum [8]. Сравнительное изучение этих вариантов показало, что складчатая культура способна быстрее накапливать и использовать уксусную кислоту, чем гладкая. Аналогичную связь между морфологическими изменениями и физиологическими свойствами культур наблюдали многие исследователи и у плесневых грибов. По литературным данным известно, что складчатые варианты Penicillium chrysogenum оказались более активными продуцентами пенициллина, чем гладкие.

Работами Касаткиной [7] также установлено наличие коррелятивной связи между биохимической активностью и формой колоний у различных рас P. chrysogenum. Автором показано, что складчатый вариант этого гриба при культивировании на жидких средах с глюкозой образует на единицу сухого веса в два раза больше глюконовой кислоты, чем исходный гладкий вариант. Однако следует подчеркнуть, что закрепление этих морфологических изменений, а следовательно и связанных с ними физиологических свойств, у многих организмов не всегда удается. Нередко после ряда пересевов складчатая форма превращается в гладкую. Это прежде всего объясняется отсутствием оптимальных условий, необходимых для закрепления вновь приобретенных признаков, а также биологическими свойствами самого организма. С этой точки зрения интересна складчатая форма Asp. niger АН-5, полученная Имшенецким и Перовой [4, 5]. Эта культура обладала более высокой амилолитической активностью, чем исходная, и, что особенно важно, вновь приобретенные свойства оказались весьма стойкими и легко передавались по наследству при обычных условиях лабораторного культивирования. Последнее несомненно говорит о глубокой перестройке биологии такого организма. Отсюда возникло предположение о возможности образования у складчатых форм аспергилла не только более активной амилазы, но и других ферментных систем, в частности протеаз. С этой целью было проведено сравнительное изучение протеолитической активности гладкой исходной культуры Asp. niger и полученного от нее складчатого варианта. Детальное морфологическое описание этих культур приведено в цитируемых выше работах [4, 5].

Экспериментальная часть

Аспергиллы выращивались на пшеничных отрубях, увлажненных водопроводной водой в соотношении 1 : 1. Тщательно размешанные отруби в количестве 10 г насыпались в эрленмейеровские колбы емкостью в 250 мл и стерилизовались при 1 атм. в течение 30 минут. Колбы засевались одинаковым количеством конидий и выдерживались в термостате на 28° в течение пяти суток. Отруби, хорошо проросшие мицелием гриба, растирались в фарфоровой ступке, смывались 30 мл стерильной воды и после получасового взбалтывания на качалке отфильтровывались через бумажный фильтр. В полученном экстракте определялась его протеолитическая активность. Для этого к 8 мл 8%-ной водной желатины с тимолом добавлялось 2 мл экстракта и после тщательного взбалтывания смесь эта выдерживалась при 37° в течение 2 часов. Затем вискозиметрически определялась быстрота истечения испытуемой смеси. В контроле к 8 мл желатины добавлялось 2 мл дестиллированной воды. Данные о протеолитической активности культур приведены в табл. 1. Как видно

Таблица 1

Протеолитическая активность складчатой и гладкой культуры Asp. niger при выращивании на отрубях

№ опыта	Скорость истечения желатины в сек.		
	контроль	исходная культура	АН-5
1	67	49	35
2	65	51	43
Среднее	66	50	39

из полученных результатов, складчатая форма АН-5 оказалась более активной, чем исходный гладкий вариант Asp. niger. Однако при данной методике нельзя выяснить количество фермента, приходящееся на единицу сухого веса культуры, так как выросший мицелий трудно было отделить от отрубей. Культивирование же на средах иного состава давало худшие результаты в отношении образования протеаз. После ряда поисковых опытов удалось найти жидкую среду, на которой исследуемые грибы хорошо образовывали протеолитические ферменты, а выросшие пленки легко могли быть отделены и отмыты. Среда эта представляла собой экстракт из пшеничных отрубей, приготовленный следующим образом. К сухой навеске отрубей добавлялась водопроводная вода в соотношении 1 : 6, после чего смесь эта стерилизовалась при 1 атм. Остывший отвар тщательно отжимался через марлю и отфильтровывался через ватный фильтр. Фильтрат этот разливался по 15 мл в стерильные эрленмейеровские колбочки емкостью 100 мл и стерилизовался при $^1/_2$ атм. 30 минут. После посева конидий соответствующей культуры гриба колбы выдерживались при 28° в течение 3, 4 и 5 суток. С каждым вариантом гриба в опыте ставилось по 4 колбы. На этой среде вырастали плотные пленки, легко отделяемые от среды, хорошо образующие конидии. При этом сохранялись все морфологические особенности гладкого и складчатого вариантов Asp. niger. В двух пленках определялась ферментативная активность культуры, а остальные две пленки высушивались для определения сухого веса. Ферментная вытяжка была получена следующим образом. Отмытая от культуральной среды пленка растиралась, смывалась 8 мл воды и полученная «кашица» отфильтровывалась через бумажный фильтр. Последующие определения протеолитической активности прово-

дились по вышеуказанной методике. Опыты были поставлены с трехкратной повторностью. Результаты этих исследований приведены в табл. 2. В этих опытах также складчатая культура АН-5 оказалась значительно активнее гладкого варианта. На третьи сутки раса АН-5 в среднем была в 1,8 раза, а на четвертые и пятые — в 2,7—2,8 раза более активной, чем исходная гладкая культура. Если активность гладкого штамма принять за 100%, то активность складчатого варианта трехсуточной культуры равна 180%, а пятисуточной — 280%. При этом сухой вес пленки четырех- и пятисуточных культур исходной формы и АН-5 почти одинаков. Следовательно, активность фермента складчатого варианта значительно выше гладкого не только в абсолютных цифрах, но и при расчете на единицу сухого веса мицелия.

Таблица 2

Протеолитическая активность складчатой и гладкой формы Asp. niger и сухой вес пленок при поверхностном методе культивирования гриба

№ опыта	Трехсуточная культура					Четырехсуточная культура					Пятисуточная культура				
	скорость истечения желатины в сек.			сухой вес пленки в г		скорость истечения желатины в сек.			сухой вес пленки в г		скорость истечения желатины в сек.			сухой вес пленки в г	
	контроль	исходная культура	АН-5	исходная культура	АН-5	контроль	исходная культура	АН-5	исходная культура	АН-5	контроль	исходная культура	АН-5	исходная культура	АН-5
1	68	64	40	0,3615	0,4268	70	54	22	0,3208	0,3525	69	53	19	0,3216	0,3144
2	70	65	40	0,3057	0,3951	68	58	21	0,3584	0,3815	69	54	24	0,3692	0,3552
3	65	63	34	0,3137	0,3432	69	66	23	0,3972	0,4685	63	57	20	0,3624	0,3692
Среднее	67	64	38	0,3269	0,3883	69	59	22	0,3588	0,4008	65	54	21	0,3510	0,3462

То обстоятельство, что эта разница в активности особенно выявляется на пятые сутки опыта, может быть объяснимо, как нам кажется, возрастом самой культуры. По данным ряда исследователей (Ошима и Чарч, Oshima и Church [11]; Виноградовой, Платоновой и Петренко [2]; Калашникова и Лифшиц [6]) известно, что максимальное накопление фермента наступает только после обильного образования конидий у культуры. Между тем характерной особенностью штамма АН-5 и было отставание в спорообразовании по сравнению с исходной формой. Поэтому в более молодых культурах протеаза, образуемая складчатым вариантом, активнее исходного только в 1,8 раза, а во вполне созревших пленках — в 2,7—2,8 раза.

Более полное представление о степени гидролиза белка могли дать количественные анализы аминных групп, образующихся при этом распаде. Поэтому вышеприведенные опыты были дополнены определениями аминного азота по медному способу [1]. Вначале необходимо было получить вытяжки из культур аспергилла. Для этого отруби, хорошо проросшие мицелием, высушивались при комнатной температуре и измельчались (грибы выращивались по методу, описанному выше). Затем приготовлялась 20%-ная вытяжка. К 4 г проросших отрубей добавлялось 20 мл дестиллированной воды и после взбалтывания смесь выдерживалась в водяной бане при 30° в течение одного часа. Полученная «кашица» отжималась через марлю и отфильтровывалась через бумажный фильтр. Эта темноокрашенная жидкость и представляла собой вытяжку из культуры гриба. Для контроля такие же вытяжки были получены из стерильных отрубей. В последних протеаз обнаружено не было. В качестве белкового субстрата применялся 2%-ный раствор казеина (2 г ка-

зеина растворялись в 100 мл 0,5%-ного раствора Na_2CO_3 при 60°). К 40 мл казеина добавлялось 10 мл полученной вытяжки и несколько кристалликов тимола. После взбалтывания смесь выдерживалась в термостате при 37° в течение трех часов. Затем проводились определения образовавшегося аминного азота.

Таблица 3

Количество аминного азота, образующееся после действия протеаз складчатой и гладкой формы Asp. niger

Культура	Количество NH_2 в мг			
	опыт 1	опыт 2	опыт 3	среднее
Гладкая	0,0532	0,0560	0,0756	0,0616
Складчатая	0,0892	0,0840	0,1064	0,0932

Результаты этих опытов приведены в табл. 3. Как видно из приведенных данных, действие протеаз различных штаммов Asp. niger на 2%-ный раствор казеина неодинаково. Количество отщепившегося при этом аминного азота после действия протеаз, выделяемых культурой аспергилла АН-5, оказалось больше, чем при обработке протеазами исходной культуры.

Таким образом, результаты этих определений полностью совпали с данными предыдущих опытов.

В настоящее время почти нет данных о получении протеолитических ферментов, выделяемых грибами при глубинном методе их выращивания. Между тем, как известно, этот способ культивирования по сравнению с поверхностным имеет целый ряд преимуществ. В недавно опубликованных исследованиях Дворшак, Кэпсель и Ладога [10] сообщается, что ими был изучен 491 штамм грибов из группы Aspergillus flavus-oryzae. Этими авторами было установлено, что многие виды Aspergillus способны образовывать активные протеазы при глубинном методе их культивирования. Поэтому следовало сравнить активность протеаз складчатой и гладкой формы Asp. niger, выращенных в условиях глубинного культивирования. В этих опытах исходная культура и АН-5 выращивались на экстракте, полученном из пшеничных отрубей, применяемом в опытах поверхностного культивирования грибов. В круглые стерильные колбы емкостью в 250 мл наливалось 70 мл среды с pH = 7,0. После стерилизации при $^1/_2$ атм. в течении 30 минут колбы засевались одинаковым количеством конидий исследуемых грибов и устанавливались на качалку, дающую 90—100 оборотов в минуту в термостате на 25°. Опыт продолжался в течение шести суток, так как в трех- и четырехсуточных культурах протеаз было мало. Кроме активности протеаз, определялся также вес мицелия.

В колбах с исходным штаммом вырастала густая масса серовато-белого мицелия; мицелий складчатого варианта, начиная с третьих суток, окрашивался в светлокоричневый цвет благодаря пигменту, выделяемому культурой. Наличие пигмента всегда было связано с хорошей протеолитической активностью культуры. На рис. 1, 2, 3 и 4 приведены микрофотографии мицелия складчатой и гладкой формы. Исходная форма образует мицелий, состоящий из длинных, узких гиф, клетки которых имеют тонкую оболочку, гомогенную протоплазму с небольшим количеством включений. Мицелий складчатой культуры состоит из укороченных, очень раздутых и даже шарообразных клеток, имеющих плотную оболочку и зернистую протоплазму. Микроскопическая картина настолько характер-

Мицелий гладкого и складчатого штамма Aspergillus niger при глубинном методе культивирования (ув. 1200 ×)

Рис. 1 и 2. Гладкая форма

Рис. 3 и 4. Складчатая форма

на, что по ней легко может быть установлена принадлежность культур к складчатой или исходной форме.

Протеолитическая активность фермента определялась по степени разжижения 8%-ной водной желатины методом вискозиметрии. Для определения веса мицелий параллельных колб отфильтровывался, промывался 50 мл воды и высушивался до постоянного веса.

Таблица 4

Протеолитическая активность складчатой и гладкой культуры Asp. niger и сухой вес выросшего мицелия при глубинном методе культивирования

№ опыта	Скорость истечения желатины в сек.			Сухой вес в г	
	контроль	исходная культура	АН-5	исходная культура	АН-5
1	68	61	29	1,3500	1,3355
2	65	60	25	1,3287	1,2633
3	63	57	26	1,5738	1,5427
4	63	60	27	—	—
Среднее . .	64	59	26	1,4175	1,3805

Данные этих опытов приведены в табл. 4. Анализируя эти результаты, следует подчеркнуть, что и при глубинном методе культивирования нами были получены активные протеолитические ферменты. При этом повторились закономерности, наблюдаемые при поверхностном выращивании исследуемых грибов. Протеолитическая активность складчатой культуры оказалась в два раза выше по сравнению с таковой гладкой формы.

Проведенные исследования показали, что экспериментально полученный складчатый штамм Asp. niger в значительной мере отличается от исходной гладкой культуры как по своим амилолитическим, так и по протеолитическим свойствам.

Выводы

1. Проведено сравнительное изучение протеолитической активности складчатой и гладкой культуры Asp. niger.
2. Наибольшая ферментативная активность наблюдалась при выращивании исследуемых грибов на экстракте, полученном из пшеничных отрубей.
3. Складчатая культура Asp. niger оказалась в два раза активнее, чем гладкая, как при поверхностном, так и при глубинном методе культивирования.
4. Увеличение ферментативной активности не связано с большей урожайностью складчатого варианта, так как вес пленок складчатой и гладкой формы одинаков.

Институт микробиологии
Академии наук СССР
Москва

Получено 4. VIII. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белозерский А. Н. и Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений, 1951.
2. Виноградова И. Н., Платонова И. П. и Петренко В. А. Новый способ получения протеолитических ферментов высокой активности из плесневого гриба Asp. terricola. Микробиология, XXI, 692, 1952.

3. Имшенецкий А. А. О скорости размножения складчатой расы Saccharomyces cerevisiae. ДАН СССР, LXXIII, 1045, 1950.
4. Имшенецкий А. А. и Перова К. З. Образование амилазы складчатыми расами Asp. niger, ДАН СССР, LXXI, 685, 1951.
5. Имшенецкий А. А. и Перова К. З. Амилолитическая активность складчатой расы Asp. niger. Микробиология, XXII, 133, 1953.
6. Калашников Е. Я. и Лифшиц Д. Б. Применение ферментных препаратов в пивоварении. I. Амилолитические и протеолитические ферментные препараты из плесневых грибов, Консульт. по пищев. пром-сти, вып. 1 (26), 1946.
7. Касаткина И. Д. К физиологической характеристике гладких и складчатых форм Penicillium chrysogenum. Микробиология, XXI, 548, 1952.
8. Лойцянская М. С. Изменчивость уксуснокислых бактерий, Микробиология, XXII, 511, 1953.
9. Шаинская И. М. Изменчивость уксуснокислых бактерий группы Schnellessigbakterien и опыт применения полученных вариантов в производстве. Микробиология, VIII, 474, 1939.
10. Dworschack R. G., Koepsell H. J. and Ladoga A. A. Proteolytic enzymes of microorganisms evalution of proteinases produced by molds of the Asp. flavus-oryzae group in submerged culture, Arch. Biochem. a. Biophys., **41**, 48, 1952.
11. Oshima K. and Church M., Industrial mold enzymes. Ind. Eng. Chem., 15 67, 1923.

ОКИСЛЕНИЕ СОРБИТА СКЛАДЧАТЫМИ РАСАМИ УКСУСНОКИСЛЫХ БАКТЕРИЙ

А. А. Имшенецкий и Л. А. Кузюрина

За последние годы исследования в области изменчивости микроорганизмов стали приобретать физиологический характер. Экспериментатора уже не удовлетворяет описание морфологии новых вариантов и условий их возникновения. Это объясняется двумя причинами. Во-первых, стало очевидным, что морфологические изменения представляют собой результат изменившегося метаболизма микроба. Во-вторых, селекция практически ценных культур требует детального изучения биохимической активности у экспериментально полученных вариантов.

На протяжении ряда лет нами и сотрудниками нашей лаборатории производилась физиологическая характеристика складчатых вариантов дрожжей, плесневых грибов и бактерий. Эти исследования выяснили, что в ряде случаев складчатые варианты оказываются более активными в биохимическом отношении [1, 2, 3, 4, 5]. В связи с этим естественно возникал вопрос: все ли складчатые формы, полученные экспериментально, должны быть более активными, чем исходная культура? Уже на основании старых литературных данных на этот вопрос можно было ответить отрицательно, так как хорошо известно, что среди складчатых рас дрожжей нередко встречаются варианты, образующие складчатые колонии кремового цвета, отличающиеся пониженной жизнеспособностью. Однако вопрос о физиологической характеристике складчатых форм у бактерий не изучен. Учение о диссоциации бактерий сыграло свою отрицательную роль. Стали говорить о складчатых формах вообще, тем самым сводя все многообразие изменчивости микробов к мертвой схеме. Данная работа имеет непосредственное отношение к этой проблеме.

В ранее опубликованной работе [3] было доказано, что складчатые варианты уксуснокислых бактерий (Acetobacter suboxydans) размножаются в условиях глубинной культуры скорее, чем исходная культура, образующая гладкие колонии. В дальнейшем был получен ряд складчатых культур уксуснокислых бактерий и изучены их способность окислять сорбит и скорость размножения. Способность кетогенных уксуснокислых бактерий окислять сорбит имеет практическое значение, и существует ряд отечественных исследований, посвященных их биологии [6, 7, 8, 9, 10]. В данной статье нет подробной морфологической характеристики изучавшихся вариантов, она будет дана в отдельном сообщении. Ниже дано только краткое описание строения клеток различных вариантов в связи с их биохимической активностью.

Методика

Исследования были проведены с культурой Acetobacter suboxydans, полученной в 1951 г. из микробиологической лаборатории Всесоюзного научно-исслед. института витаминной промышленности, и культурой Acetobacter melanogenum, полученной из лаборатории Ленинградского витаминного завода.

Бактерии культивировались на дрожжевом агаре, содержащем в дрожжевой воде 0,5% сухих веществ и 10% сорбита; pH = 5,5—5,0. Для

определения интенсивности размножения клеток культивирование бактерий производилось в жидкой среде, через которую продувался воздух. Такое глубинное выращивание уксуснокислых бактерий осуществлялось в цилиндрическом стеклянном сосуде, в нижней части которого был впаян стеклянный фильтр (№ 2), через который распылялся поступавший воздух. Стеклянный сосуд имел 4 см в диаметре и 30 см высоты. Верхняя его треть была несколько расширена. Количество проходившего воздуха измерялось реометром. Основные опыты были проведены со средой следующего состава: дрожжевая вода, содержащая 0,5% сухих веществ, 100 мл, сорбита 10 г; pH среды равен 5,5. Среда наливалась в стеклянные сосуды в количестве 30—50 мл. В качестве посевного материала служила водная взвесь клеток бактерий, приготовленная из одно- или двухсуточной культуры, выросшей на дрожжевом агаре с 10% сорбита. Количество клеток в посевном материале определялось путем прямого их подсчета на определенной площади в окрашенном препарате. Таким же путем устанавливалось число клеток в 1 мл в конце опыта. Сосуды для выращивания бактерий выдерживались во время опытов в термостате при 28—30°. Продолжительность опытов — 17 часов. После окончания опыта определялся pH культуральной жидкости, а также количество редуцирующих веществ (по методу Бертрана с пересчетом на сорбозу), накопление которых позволяло говорить об интенсификации окисления сорбита в сорбозу.

Исходя из количества клеток в культуре и количества образовавшейся сорбозы, мы производили вычисление скорости размножения клеток (за час) и скорости окисления сорбита в сорбозу (в миллиграммах в 1 мл за час). Количество сорбозы, образуемой за час одной клеткой, вычислялось по формуле Бьюкенена.

Складчатые расы с пониженной жизнеспособностью

В процессе работы были получены различные складчатые расы Acetobacter melanogenum и Acetobacter suboxydans и с ними были проведены опыты по размножению клеток и окислению сорбита. Результаты изучения расы складчатой Acetobacter melanogenum приведены в табл. 1.

Таблица 1

Размножение клеток Acetobacter melanogenum и окисление сорбита в опытах со складчатой расой С-2

№ опыта	Культура	pH среды в конце опыта	Кол-во клеток в 1 мл в конце опыта	Кол-во редуцирующих веществ в %
1	Исходная гладкая форма	3,72	$8{,}68 \cdot 10^8$	7,0
2	» » »	3,64	$4{,}65 \cdot 10^8$	7,0
3	Складчатая раса (С-2)	4,49	$5{,}28 \cdot 10^7$	0,5
4	То же	4,64	$2{,}28 \cdot 10^7$	0,5
	Среднее { Исходная гладкая форма . .		$6{,}67 \cdot 10^8$	7,0
	Среднее { Складчатая раса (С-2) . . .		$3{,}78 \cdot 10^7$	0,5

Примечание. Начальное количество клеток $10 \cdot 10^6$ в 1 мл. Температура опыта 30°. Скорость продувания воздуха 18 л в час. Объем среды 40 мл.

Мы видим, что складчатая раса размножается слабее, чем исходная гладкая, и соответственно с этим окисляет значительно меньше сорбита. Данные физиологических исследований полностью коррелируют с результатами микроскопии. Морфология клеток гладкой формы обычная: небольшие одиночно или парно расположенные клетки с гомогенным

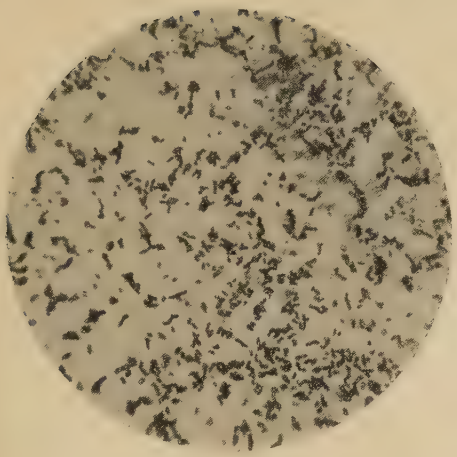


Рис. 1

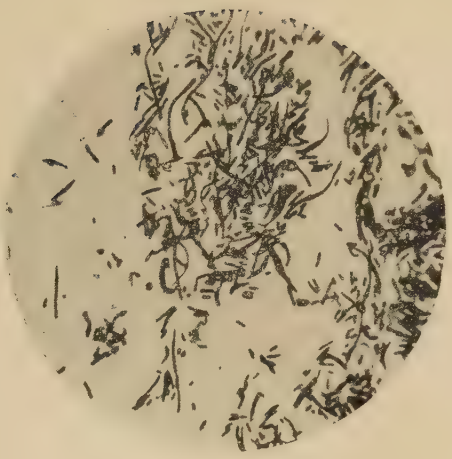


Рис. 2

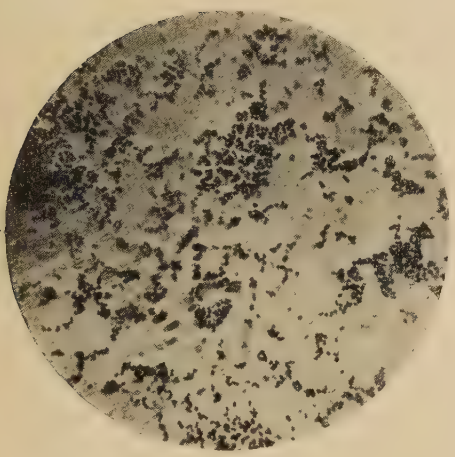


Рис. 4

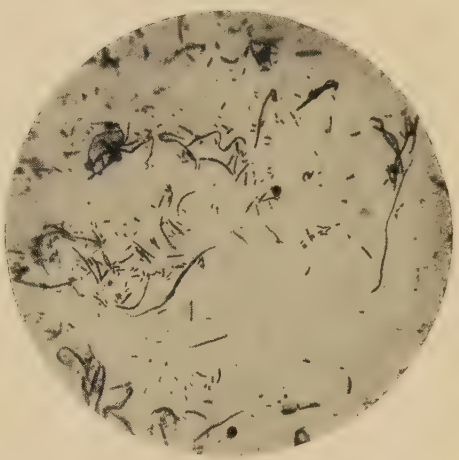


Рис. 5

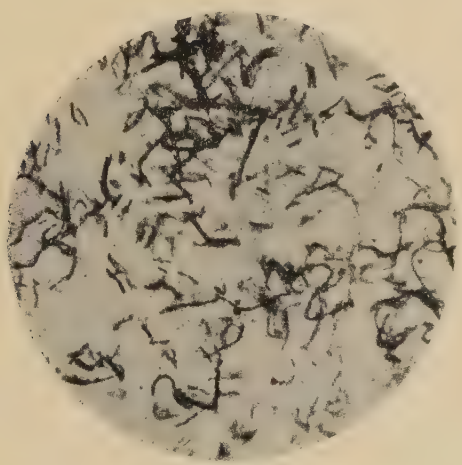


Рис. 6

Рис. 1. Короткие клетки исходной гладкой культуры Acetobacter melanogenum
Рис. 2. Дегенеративные клетки складчатой расы Acetobacter melanogenum, обладающей пониженной жизнеспособностью
Рис. 4. Клетки гладкой исходной культуры Acetobacter suboxydans
Рис. 5. Нитевидные клетки складчатого варианта (С-8) Acetobacter suboxydans
Рис. 6. Клетки складчатой расы Acetobacter suboxydans (С-Л)

содержимым. Цепочки если и образуются, то только короткие. Клетки складчатой расы образуют тонкие нити и цепочки клеток. Обращает на себя внимание обилие утолщенных клеток с диаметром, равным 1,1—1,3 μ, тогда как в контроле (гладкий вариант) он равен 0,6—0,8 μ.

Очертание клеток часто неправильное, имеются иногда раздутые булавовидные, сигаровидные клетки. Содержимое клеток зернистое, в них имеются неокрашенные участки. Микроскопическая картина складчатой формы говорит о значительных изменениях. Представление о них дает сопоставление рис. 1 с рис. 2. На такого рода изменения у бактерий обычно мало обращают внимания, однако этот признак очень важен, так как между строением клеток и их способностью к размножению существует прямая связь. По тонким особенностям структуры — это клетки с пониженным биологическим потенциалом, и соответствующие эксперименты это подтверждают. Далее путем отбора на чашках складчатых колоний была получена складчатая форма (С-Л) из гладкой культуры Acetobacter suboxydans, и с ней проведены опыты по размножению клеток и определению их биохимической активности. Данные этих опытов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Скорость размножения и окисления сорбита гладкой и складчатой формой Acetobacter suboxydans

№ опыта	Культура	pH среды в конце опыта	Кол-во бактерий в 1 мл в конце опыта	Скорость роста числа клеток в 1 мл за 1 час	Кол-во редуцирующих веществ в конце опыта в %	Скорость окисления сорбита в сорбозу в мг в 1 мл за 1 час	Кол-во сорбозы в мг, образуемое одной клеткой за 1 час
1	Гладкая	4,49	$1{,}53 \cdot 10^9$	$8{,}95 \cdot 10^7$	8,80	5,17	$1{,}46 \cdot 10^{-6}$
	Складчатая С-Л	4,45	$1{,}82 \cdot 10^9$	$1{,}07 \cdot 10^8$	8,80	5,22	$1{,}48 \cdot 10^{-6}$
1	Гладкая	4,59	$1{,}09 \cdot 10^9$	$6{,}36 \cdot 10^7$	7,58	4,46	$1{,}26 \cdot 10^{-6}$
	Складчатая С-Л	4,42	$1{,}37 \cdot 10^9$	$8{,}01 \cdot 10^7$	9,01	5,30	$1{,}50 \cdot 10^{-6}$
2	Гладкая	4,45	$1{,}09 \cdot 10^9$	$6{,}31 \cdot 10^7$	9,90	5,82	$1{,}65 \cdot 10^{-6}$
	Складчатая С-Л	4,45	$1{,}37 \cdot 10^9$	$8{,}07 \cdot 10^7$	9,73	5,72	$1{,}62 \cdot 10^{-6}$
2	Гладкая	4,47	$1{,}62 \cdot 10^9$	$9{,}48 \cdot 10^7$	9,55	5,61	$2{,}52 \cdot 10^{-6}$
	Складчатая С-Л	4,47	$0{,}97 \cdot 10^9$	$5{,}66 \cdot 10^7$	9,55	5,61	$2{,}52 \cdot 10^{-6}$
Среднее	Acetobacter suboxydans Гладкая		$1{,}33 \cdot 10^9$		8,96		
	Acetobacter suboxydans Складчатая С-Л . .		$1{,}38 \cdot 10^9$		9,29		

Примечание. Посевной материал из 24-часовой культуры. Температура опыта 33—34°. pH среды в начале опыта 5,0. Скорость проходящего воздуха в литрах в 1 час равна 35,2. Количество бактерий в 1 мл в начале опыта равно $8{,}16 \cdot 10^6$.

Анализируя этот цифровой материал, мы неизбежно приходим к выводу, что в трех опытах гладкая и складчатая расы размножались и окисляли сорбит приблизительно с одинаковой интенсивностью. В связи с тем, что определение редуцирующих веществ производилось только в конце выращивания бактерий, т. е. через 17 часов, этот вывод нельзя считать окончательным. Возможно, что в более короткие сроки опыта складчатая форма образует больше редуцирующих веществ. В одном случае складчатая раса была несколько более активной в физиологическом отношении. При микроскопии клеток не обнаружены патологические изменения,

о которых речь шла при описании опытов с малоактивной расой. Таким образом, мы видим, что среди вариантов уксуснокислых бактерий, образующих складчатые колонии, могут быть культуры, мало отличающиеся по своей активности от исходной гладкой формы, а также культуры с измененной морфологией клеток и пониженной жизнеспособностью.

Активные складчатые расы

Основная цель наших исследований заключалась в селекции складчатых рас уксуснокислых бактерий, размножающихся скорее и интенсивнее окисляющих сорбит, чем исходные гладкие культуры. В 1951 г. из гладкой формы Acetobacter suboxydans была получена складчатая раса С-8. С этой расой было проведено пять опытов, результаты которых сведены в табл. 3.

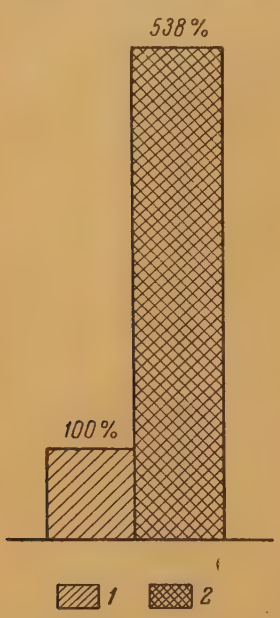


Рис. 3. Количество клеток гладкой(*1*) и складчатой (*2*) расы Acetobacter suboxydans в аэрируемой культуре

Эти данные позволяют сделать следующие выводы.

1. Во всех пяти опытах складчатый вариант Acetobacter suboxydans размножался значительно скорее, чем гладкая исходная культура. Если количество клеток в культуре гладкой исходной формы принять за 100%, то соответственно число клеток у складчатой расы будет равно 538% (рис. 3).

2. Окисление сорбита складчатым вариантом в четырех опытах было более интенсивным, чем в культурах гладкой исходной формы. В одном опыте (опыт 4), несмотря на более сильное размножение клеток в культурах складчатой формы, окисление сорбита по сравнению с исходной культурой шло медленнее. В остальных опытах окисление сорбита было более активным.

3. При внесении с посевным материалом сравнительно небольшого количества клеток разница в скорости размножения складчатой и гладкой формы выражена более резко (табл. 3 и 4).

При засеве среды большим количеством клеток различие в их количестве в складчатой и гладкой культуре несколько уменьшается.

4. Количество продуваемого через культуру воздуха в пределах от 15,4 до 45,7 л в час не влияет в условиях данных опытов на скорость размножения клеток и окисление сорбита. В дальнейшем была получена складчатая раса Acetobacter melanogenum С-М и с ней проведены аналогичные опыты. Из данных, имеющихся в табл. 5, следует, что складчатая форма Acetobacter melanogenum окисляет сорбит лучше гладкой. Размножение клеток в одном из опытов было почти одинаковым, тогда как в другом складчатая культура развивалась интенсивнее.

Несомненный интерес представляет сравнительное изучение морфологии клеток гладкой и складчатой расы. Клетки гладкой культуры Acetobacter suboxydans короткие, не дают нитей и длинных цепочек (рис. 4). У складчатых культур клетки образуют нити и длинные цепочки, состоящие из большого числа клеток (рис. 5, 6). При развитии гладкой культуры в условиях аэрации среды последняя мутится равномерно, тогда как в культуре складчатого варианта наблюдается неравномерное помутнение. Это различие заметно при встряхивании сосудов, в которых выращиваются бактерии. Существенно, что у активных складчатых форм не наблюдается дегенеративно измененных клеток, столь характерных для складчатых рас с пониженной способностью к размножению. Сравнив внешний

Таблица 3

Размножение клеток и окисление сорбита гладкой и складчатой формой Acetobacter suboxydans

№ опыта	Культура	pH среды в конце опыта	Кол-во продуваемого воздуха в л за 1 час	Кол-во бактерий в 1 мл в конце опыта	Скорость роста числа клеток в 1 мл за 1 час	Кол-во редуцирующих веществ в конце опыта в %	Скорость окисления сорбита в сорбозу в мг в 1 мл за 1 час	Кол-во сорбозы в мг, образуемой одной клеткой за 1 час
1	Гладкая	5,6	15,4	$7{,}02 \cdot 10^{7}$	$3{,}65 \cdot 10^{6}$	1,95	1,14	$3{,}6 \cdot 10^{-7}$
	Складчатая С-8 .	4,5	17,8	$4{,}25 \cdot 10^{9}$	$2{,}49 \cdot 10^{8}$	8,98	5,28	$1{,}4 \cdot 10^{-6}$
2	Гладкая	4,6	39,0	$4{,}48 \cdot 10^{8}$	$2{,}59 \cdot 10^{7}$	3,46	2,03	$5{,}8 \cdot 10^{-7}$
	Складчатая С-8 .	4,5	37,3	$2{,}01 \cdot 10^{9}$	$1{,}18 \cdot 10^{8}$	8,39	4,93	$1{,}39 \cdot 10^{-6}$
3	Гладкая	—	33,1	$6{,}07 \cdot 10^{8}$	$3{,}52 \cdot 10^{7}$	3,68	2,16	$6{,}18 \cdot 10^{-7}$
	Складчатая С-8 .	—	33,9	$1{,}71 \cdot 10^{9}$	$0{,}94 \cdot 10^{8}$	7,50	4,41	$1{,}24 \cdot 10^{-6}$
4	Гладкая	4,7	28,8	$4{,}44 \cdot 10^{8}$	$2{,}56 \cdot 10^{7}$	4,96	2,90	$8{,}3 \cdot 10^{-7}$
	Складчатая С-8 .	4,9	30,4	$1{,}15 \cdot 10^{9}$	$0{,}67 \cdot 10^{8}$	2,23	1,30	$3{,}7 \cdot 10^{-6}$
5	Гладкая	5,0	38,4	$2{,}46 \cdot 10^{8}$	$1{,}40 \cdot 10^{7}$	0,16	0,09	$2{,}74 \cdot 10^{-8}$
	Складчатая С-8 .	4,49	38,5	$6{,}51 \cdot 10^{8}$	$3{,}78 \cdot 10^{7}$	2,40	1,41	$4{,}02 \cdot 10^{-7}$

Примечание. Продолжительность опыта 17 часов. Температура опыта 28—30°. pH среды в начале опыта 5,5. Объем среды 30 мл. Посевной материал вносился в сравнительно небольшом количестве — $8{,}16 \cdot 10^{6}$ в 1 мл.

Таблица 4

Размножение клеток и окисление сорбита гладкой и складчатой формой Acetobacter suboxydans

№ опыта	Культура	pH среды в конце опыта	Скорость проходящего воздуха в л за 1 час	Кол-во бактерий в 1 мл в конце опыта	Скорость роста числа клеток в 1 мл за 1 час	Кол-во редуцирующих веществ в конце опыта в %	Скорость окисления сорбита в сорбозу в мг в 1 мл за 1 час	Кол-во сорбозы в мг, образуемой одной клеткой за 1 час
1	Гладкая	4,7	27,4	$4{,}05 \cdot 10^{8}$	$1{,}9 \cdot 10^{7}$	7,22	4,20	$1{,}49 \cdot 10^{-7}$
	Складчатая С-8 .	4,8	29,7	$9{,}34 \cdot 10^{8}$	$5{,}01 \cdot 10^{7}$	7,22	4,20	$1{,}31 \cdot 10^{-7}$
2	Гладкая	4,7	43,0	$1{,}48 \cdot 10^{9}$	$8{,}23 \cdot 10^{7}$	7,16	4,21	$1{,}25 \cdot 10^{-7}$
	Складчатая С-8 .	4,6	45,7	$2{,}14 \cdot 10^{9}$	$1{,}21 \cdot 10^{8}$	9,52	5,60	$1{,}91 \cdot 10^{-7}$

Примечание. Продолжительность опыта 17 часов. Температура опыта 28—30°. pH среды в начале опыта 5,5. Объем среды 30 мл. Посевной материал вносился в большом количестве — $8{,}16 \cdot 10^{7}$ клеток бактерий в 1 мл.

вид клеток, изображенных на рис. 2 и 6, легко убедиться в особенностях строения клеток различных складчатых форм.

При хранении складчатых культур уксуснокислых бактерий иногда наблюдается ослабление их биохимической активности. В одном случае через год после получения активной складчатой формы она при ее проверке не дала результатов, получавшихся ранее. Эта же культура была испытана в дальнейшем и снова были получены результаты, близкие к первоначальным, т. е. культура хорошо размножалась и окисляла сорбит.

В табл. 3 приведены результаты опытов со складчатой расой Acetobacter suboxydans (С-8), проведенных весной 1951 г. В табл. 6 имеется цифровой материал, полученный в опытах с той же расой, но проведенных весной 1953 г. Сравнивая данные двух таблиц, мы приходим к выводу, что через два года складчатая раса С-8 сохранила свою физиологическую активность. Однако различие между гладкой и складчатой формой стало

Таблица 5

Размножение клеток и окисление сорбита в культуре складчатой и гладкой формы Acetobacter melanogenum

№ опыта	Культура	pH в конце опыта	Кол-во клеток в 1 мл	Редуцирующие вещества в конце опыта в %
1	Гладкая	4,45	$9{,}0 \cdot 10^7$	2,61
2	»	4,85	$2{,}30 \cdot 10^8$	1,90
3	Складчатая (С-М)	4,37	$2{,}09 \cdot 10^8$	3,38
4	То же	4,54	$2{,}60 \cdot 10^8$	4,52
	Среднее { Гладкая		$1{,}6 \cdot 10^8$	2,25
	Среднее { Складчатая (С-М)		$2{,}35 \cdot 10^8$	3,95

Примечание. Начальное количество клеток $8{,}16 \cdot 10^6$ в 1 мл. Скорость продувания воздуха 16 л в час. Продолжительность опыта 17 часов. Объем среды 50 мл. Исходный pH 5,5.

Таблица 6

Окисление сорбита и размножение клеток в культуре гладкой и складчатой формы Acetobacter suboxydans

№ опыта	Культура	pH среды в конце опыта	Кол-во бактерий в 1 мл в конце опыта	Скорость роста числа клеток в 1 мл за 1 час	Кол-во редуцирующих веществ в конце опыта в %	Скорость окисления сорбита в сорбозу в мг в 1 мл за 1 час	Кол-во сорбозы в мг, образуемой одной клеткой за 1 час
1	Гладкая	4,42	$1{,}01 \cdot 10^9$	$5{,}12 \cdot 10^7$	7,93	4,66	$1{,}44 \cdot 10^{-7}$
	Складчатая С-8	4,45	$1{,}05 \cdot 10^9$	$5{,}35 \cdot 10^7$	9,00	5,30	$1{,}49 \cdot 10^{-6}$
1	Гладкая	4,52	$7{,}50 \cdot 10^8$	$3{,}59 \cdot 10^7$	7,93	4,66	$2{,}73 \cdot 10^{-8}$
	Складчатая С-8	4.45	$0{,}98 \cdot 10^9$	$4{,}94 \cdot 10^7$	9,00	5,30	$1{,}50 \cdot 10^{-6}$
2	Гладкая	4,6	$1{,}03 \cdot 10^9$	$5{,}24 \cdot 10^7$	6,63	3,90	$1{,}10 \cdot 10^{-6}$
	Складчатая С-8	4,43	$1{,}77 \cdot 10^9$	$9{,}68 \cdot 10^7$	9,36	5,50	$1{,}55 \cdot 10^{-6}$
2	Гладкая	4,6	$1{,}09 \cdot 10^9$	$5{,}59 \cdot 10^7$	7,89	4,64	$1{,}31 \cdot 10^{-6}$
	Складчатая С-8	4,43	$1{,}49 \cdot 10^9$	$7{,}94 \cdot 10^7$	9,71	5,71	$1{,}61 \cdot 10^{-6}$
	Среднее { Гладкая		$9{,}70 \cdot 10^8$		7,59		
	Среднее { Складчатая С-8		$1{,}32 \cdot 10^9$		9,27		

Примечание. Температура опытов 33—34°. Продолжительность опытов 17 часов. Объем среды 40 мл. pH среды в начале опыта 5,0. Скорость проходящего воздуха в литрах в 1 час—35,2. Количество бактерий в 1 мл в начале опыта — $8{,}16 \cdot 10^6$.

меньшим, так как за время пребывания в лаборатории гладкая форма стала несколько активнее.

Исследования, результаты которых были изложены выше, позволили установить, что представление о том, что существуют однотипные складчатые расы бактерий, не соответствует действительности. Образование складчатых форм — частный случай изменчивости бактерий, и среди них могут быть расы самые различные по морфологии клеток, структуре колоний, физиологической активности и т. д. На бактерий полностью должно быть распространено ранее установленное на грибах положение о том, что среди складчатых рас могут быть расы как с повышенной, так и с пониженной жизнеспособностью. Существенно, что клетки у складчатых рас бактерий имеют измененную морфологию и, исходя из особенностей строения клеток, можно говорить о дегенеративных изменениях и, следовательно, о малой жизнеспособности культуры.

Таким образом, сравнительно морфологический метод расширяет наши возможности при селекционной работе. Сильно измененные клетки очень плохо размножаются, и такие культуры едва ли могут иметь практическое значение. Проведенные исследования показали, что среди складчатых форм уксуснокислых бактерий наряду с расами с пониженной жизнеспособностью могут быть выделены также формы, более активные в биохимическом отношении, чем исходная гладкая форма.

Обнаружить у гладкой формы расы, которые отличались бы значительно друг от друга по своей активности, не удается. Среди складчатых форм могут быть отобраны активные расы, и эта селекция значительно облегчается связью, существующей между морфологией клеток и особенностью колоний, с одной стороны, и жизнеспособностью культуры, с другой.

Выводы

1. В результате изменчивости уксуснокислых бактерий, окисляющих сорбит в сорбозу, могут быть получены культуры, образующие складчатые колонии. Среди них встречаются варианты как более, так и менее активные, чем исходная гладкая форма.

2. У малоактивных складчатых рас клетки имеют дегенеративный характер и предварительная микроскопия бактерий дает основание предполагать низкую биохимическую активность культуры.

3. Получены активные складчатые расы, клетки которых в условиях глубинной культуры размножаются значительно скорее, чем клетки исходной гладкой формы. При аэрации в культурах складчатого варианта образуется в пять раз больше клеток. При внесении с посевным материалом небольшого числа клеток разница в скорости размножения вариантов выражена резче, чем при внесении большого числа клеток.

4. Один из полученных складчатых вариантов окислял сорбит в условиях глубинной культуры гораздо интенсивнее. Это ускоренное окисление зависит не только от большего числа клеток в культуре складчатого варианта, но и от более высокой окислительной способности одной клетки у складчатой формы.

5. После двухлетнего пребывания в лабораторных условиях складчатая культура сохранила свои физиологические свойства.

Институт микробиологии
Академии наук СССР
Москва

Получено 17. X. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Броцкая С. З. Протеолитическая активность складчатого варианта Aspergillus niger. Микробиология, XXIII, вып. 2, 1954.
2. Имшенецкий А. А. О накоплении биомассы в культурах складчатой формы Saccharomyces cerevisiae. Микробиология, XXI, 3, 1952.
3. Имшенецкий А. и Кузюрина Л. О скорости размножения клеток у складчатой расы уксуснокислых бактерий. ДАН СССР, 83, 925, 1952.
4. Имшенецкий А. А. и Перова К. З. Амилолитическая активность складчатых рас Aspergillus niger. Микробиология, XXII, 133, 1953.
5. Касаткина И. К физиологической характеристике гладких и складчатых форм Penicillium chrysogenum. Микробиология, XXI, 548, 1952.
6. Михлин Э., Голышева М. и Кеппен В. Влияние аэрации на развитие уксуснокислых кетогенных микроорганизмов. Микробиология, XXI. 521, 1952.
7. Митюшова Н. О необходимости углекислоты для бактерий, окисляющих сорбит в сорбозу. Микробиология, XXI, 265, 1952.
8. Митюшова Н. О соотношении процессов размножения и окисления у Acetobacter suboxydans в зависимости от состава среды. Микробиология, XXII, 249, 1953.
9. Разумовская З. Об окислении сорбита бактериями. Арх. биол. наук, 43, 209, 1936.
10. Разумовская З. и Васильева О. Влияние глюкозы на процесс окисления сорбита уксуснокислыми бактериями. Микробиология. XIX, 122, 1950.

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ РИЗОСФЕРНЫХ БАКТЕРИЙ ТИМОФЕЕВКИ (PHLEUM PRATENSE) И ИЗМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА ИХ КЛЕТОК В РИЗОСФЕРЕ ПО ФАЗАМ РАЗВИТИЯ И ГОДАМ ЖИЗНИ ЭТОГО РАСТЕНИЯ

М. В. Федоров и *В. Ф. Непомилуев*

Микрофлора ризосферы сельскохозяйственных растений привлекает большое внимание многочисленных исследователей. Об этом можно судить хотя бы потому, что за последнее время было выполнено много работ, посвященных изучению закономерностей распределения микроорганизмов в ризосфере различных сельскохозяйственных растений, а также описанию морфологических и культуральных особенностей наиболее типичных представителей этих организмов, развивающихся в разные фазы роста растений [1, 2, 3, 4, 5, 6]. Однако, несмотря на множество выполненных работ, типичная микрофлора ризосферы многолетних трав до настоящего времени остается малоизученной. В настоящей работе и делается попытка восполнить этот пробел в отношении ризосферы тимофеевки.

При изучении качественного и количественного состава микрофлоры ризосферы тимофеевки мы пользовались растениями с травяного поля Опытной станции Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Растения выкапывались из почвы в разные фазы их развития и в разные годы их жизни. Помимо этого, производилось специальное выращивание растений в вегетационных сосудах Митчерлиха по фону различных удобрений. Выделение и учет ризосферных бактерий производились методом последовательного отмыва корней (по методу Теппер). Последний (восьмой) отмыв производился в нашей модификации со стерильным кварцевым песком. После этого корни переносились в стерильную фарфоровую ступку и растирались со стерильным кварцевым песком. Из каждого отмыва готовились разведения и высевались на мясо-пептонный агар. Основная ризосферная микрофлора тимофеевки в разные стадии развития растения выделялась в чистую культуру и подвергалась специальному исследованию.

Полученные в ходе этих исследований результаты показали, что ризосферная микрофлора тимофеевки имеет известную специфичность как в количественном отношении, так и по видовому составу, хотя некоторые формы бактерий, встречающиеся на корнях этого растения (Pseudomonas fluorescens и др.), оказались широко представленными и в ризосфере других сельскохозяйственных растений. Ведущими формами в разные фазы развития растения оказались флюоресцирующие и денитрифицирующие бактерии, а также микобактерии.

Флюоресцирующие бактерии были представлены в основном Pseud. fluorescens, но отдельные штаммы их отличались от типичной формы этой бактерии рядом признаков. Особенно заметные отличия наблюдались для штаммов № 27 и 28. Они лучше развивались на синтетических средах, содержащих в качестве источника углерода соли органических кислот, но хуже росли на глюкозе, левулезе и галактозе.

Денитрифицирующие бактерии были представлены типичными формами Chromobacterium denitrificans.

Микобактерии, обычно встречающиеся в ризосфере тимофеевки, были представлены весьма разнообразными формами, которые мы сгруп-

пировали по их культуральным и физиологическим признакам в четыре подгруппы, отличающиеся друг от друга рядом признаков.

В первую подгруппу были включены палочковидные формы, имеющие размеры клеток 2,3 × 0,6 μ. При росте на МПА они давали колонии желтого или оранжевого цвета с гладкой, блестящей поверхностью. При росте на синтетических средах они легко использовали соли уксусной кислоты и плохо или же и совсем не росли на солях лимонной, яблочной и винной кислот. Из углеводов они легче использовали моносахара и хуже дисахара. Желатину они не разжижали, крахмал не гидролизовали, молоко не свертывали, нитраты не восстанавливали. Клетки у этих бактерий не имели ветвления, но при продолжительной культуре часто превращались в кокковидную форму. По своим морфологическим, культуральным и физиологическим признакам мы отнесли их к виду Mycobact. phlei.

Вторая подгруппа микобактерий была представлена мелкими палочками — 1—2 × 0,5 μ. Ветвление у них также встречалось очень редко. При росте на МПА они давали желтые колонии с гладкой и блестящей поверхностью, иногда со слабозеленоватым оттенком. В мясо-пептонном бульоне росли хорошо и окрашивали ее в лимонно-желтый цвет. Желатина ими разжижалась, крахмал не гидролизовался и нитраты не восстанавливались. На синтетических средах эти бактерии росли хорошо в том случае, если в среде содержались сахара. При наличии солей органических кислот и высокомолекулярных спиртов они росли значительно слабее. Перечисленные признаки позволяли отнести их к виду Mycobact. citreum.

Третья подгруппа микобактерий имела палочковидную форму клеток и размеры, отвечающие 3—6 × 0,7 μ. Однако при более продолжительном развитии они также превращались в кокковидные формы. При росте на МПА давали колонии серовато-белого цвета с гладкой, блестящей поверхностью, расплывающиеся по поверхности питательного субстрата. При интенсивном росте среда постепенно окрашивалась в желтовато-зеленоватый цвет. Желатину эти бактерии разжижали, крахмал гидролизовали и молоко пептонизировали. По сумме указанных признаков мы отнесли их к Mycobact. fluorescens.

Четвертая подгруппа ризосферных бактерий была представлена неспороносными палочками 1,5—3,5 × 0,5—0,6 μ. В процессе своего развития они также легко образовали кокковидные формы. По Граму они красились отрицательно и обладали явно выраженной подвижностью. При росте на МПА давали колонии, окрашенные в оранжевый или же желтый цвет. Желатину они разжижали, нитраты восстанавливали очень слабо. Из этой группы нами было выделено шесть штаммов, но их видовую принадлежность нам не удалось точно установить. Поэтому в дальнейшем изложении эти бактерии будут фигурировать под названием пигментных бактерий.

Краткое описание особенностей типичных бактерий ризосферы тимофеевки показывает, что ведущее место в ней занимают различные представители микобактерий. Эта группа была представлена не только разнообразными видами, но и большим разнообразием штаммов внутри каждого вида. В отличие от параллельно изучавшегося нами клевера, в ризосфере тимофеевки нам долго не удавалось обнаружить Pseudom. radiobacter, хотя в ризосфере клевера этот микроорганизм был широко представлен. Только группа флюоресцирующих и денитрифицирующих бактерий была представлена там и здесь практически однотипными формами.

По отношению к различным источникам углерода и азота ризосферные бактерии тимофеевки вели себя довольно специфично. Некоторые штаммы флюоресцирующих бактерий (№ 27 и 28) хуже развивались на углеводах, но хорошо росли на многих органических кислотах и спиртах.

Микобактерии же, наоборот, слабо росли на солях органических кислот, но лучше на спиртах и совсем хорошо на растворимых углеводах. Только на глицерине и манните между ними проявлялось известное различие. Mycobact. phlei и citreum хорошо росли на этих источниках углерода, а Mycobact. fluorescens значительно хуже.

Аналогичные различия наблюдались и в отношении источников азота. Микобактерии и пигментные бактерии хорошо росли только на органических формах азота (пептон, аспарагин, мочевина), а флюоресцирующие и денитрифицирующие бактерии — на минеральных формах азота (азотнокислые и аммиачные соли).

Распространение упомянутых бактерий в ризосфере изучалось нами в течение трех лет культуры тимофеевки совместно с клевером в травопольном севообороте Полевой опытной станции Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Первые исследования прикорневой микрофлоры были произведены на втором году жизни растения в фазу весеннего отрастания. Полученные при этих исследованиях результаты приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Количество клеток типичных ризосферных бактерий в ризосфере тимофеевки в фазу весеннего отрастания

(В млн. на 1 г корней)

Название бактерий	Отмывы								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Флюоресцирующие типа Pseud. fluorescens . .	1,2	1,3	1,4	1,4	1,6	1,6	1,5	1,7	11,8
Денитрифицирующие типа Chrom. denitrificans	0,2	0,2	0,3	0,3	0,3	0,4	0,5	0,6	2,8
Микобактерии									
а) Mycobact. phlei . . .	0,3	0,4	0,5	0,5	0,6	0,8	0,9	1,0	5,0
б) Mycobact. fluorescens	0,4	0,4	0,6	0,6	0,7	0,7	1,1	1,2	5,7
Bac. mycoides	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Из приведенных данных можно установить, что микрофлора ризосферы тимофеевки относительно бедна как в качественном отношении, так и числом клеток тех форм, которые в ней обнаруживаются. Вероятной причиной подобного явления следует считать малую физиологическую активность растения в эту фазу его развития и относительно низкую температуру в почвенном слое в это время года. При малой же физиологической активности растения трудно предполагать, что будет иметь место заметное выделение органических веществ через его корневую систему и могут создаться благоприятные условия для развития на поверхности корня ризосферных бактерий. Другой результат получился при исследовании ризосферы тимофеевки в фазу выбрасывания султана. В эту фазу как качественный, так и количественный состав ризосферной микрофлоры тимофеевки сильно изменился, что легко установить из данных табл. 2.

Из приведенных данных можно видеть, что в эту фазу развития растения в его ризосфере появляются новые формы, не обнаруживавшиеся в фазу весеннего отрастания. К ним можно отнести Mycobact. citreum и пигментные бактерии. Кроме этого, сильно возрастает и количество клеток тех бактерий, которые в небольших количествах уже встречались в первую фазу развития растений. Благодаря этому происходят изменения и в составе ведущих форм. Если в фазу отрастания тимофеевки ведущее положение занимали флюоресцирующие и денитрифицирующие бактерии, то в фазе выбрасывания султана ведущее место принадлежит уже микобактериям.

Таблица 2

Количество клеток типичных ризосферных бактерий в ризосфере тимофеевки в фазу выбрасывания султана во втором году жизни

(В млн. на 1 г корней)

Название бактерий	Отмывы								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Флюоресцирующие типа Pseud. fluorescens . .	3,7	4,4	4,5	4,9	5,4	5,8	6,7	7,8	43,2
Денитрифицирующие типа Chrom. denitrificans	1,0	1,2	1,4	1,6	1,6	1,8	1,9	2,5	13,0
Микобактерии									
а) Mycobact. phlei . . .	0,8	1,0	1,4	1,7	1,8	1,8	2,4	2,7	13,6
б) Mycobact. citreum .	1,2	1,2	1,3	1,5	1,9	2,4	3,1	3,9	16,5
в) Mycobact. fluorescens	1,1	1,4	1,4	1,4	1,6	1,7	2,4	3,1	14,1
Пигментные бактерии .	0,5	0,6	0,6	0,7	1,1	1,2	1,9	2,4	9,0

Еще более обильная микрофлора развивается в ризосфере тимофеевки в фазу цветения, о чем можно судить по данным табл. 3.

Таблица 3

Количество клеток типичных ризосферных бактерий в ризосфере тимофеевки в период цветения во втором году жизни

(В млн. на 1 г корней)

Название бактерий	Отмывы								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Флюоресцирующие типа Pseud. fluorescens . .	4,2	4,3	4,7	5,0	5,1	5,6	6,2	7,4	42,5
Денитрифицирующие типа Chrom. denitrificans	2,0	2,4	2,7	2,6	2,9	2,9	3,7	4,1	23,3
Микобактерии									
а) Mycobact. phlei . . .	1,2	1,3	1,4	1,4	1,7	2,2	2,7	3,0	14,9
б) Mycobact. citreum . .	1,5	1,7	1,8	1,9	1,9	2,0	2,9	3,5	17,2
в) Mycobact. fluorescens	2,0	2,5	2,7	2,9	3,0	3,5	4,4	5,9	26,9
Пигментные бактерии .	0,6	0,5	0,7	0,8	1,1	1,3	1,8	2,1	8,9

Обильное развитие ризосферных бактерий в фазу цветения показывает, что в этот период для них создаются наиболее благоприятные условия. Подобный результат можно объяснить тем, что в эту фазу корни тимофеевки, видимо, выделяют наибольшее количество органических веществ, способствующее максимальному развитию бактерий. При этом заслуживает внимания тот факт, что в эту фазу развития растения почти одинаково развиваются все основные группы микроорганизмов и выделить среди них ведущие формы весьма затруднительно.

Подтверждением того, что именно корневые выделения тимофеевки служат базой для обильного развития ризосферных бактерий в период цветения растения, могут служить данные по содержанию этих микроорганизмов в ризосфере в период отрастания тимофеевки после укоса, проведенного в фазу цветения. Эти данные приводятся в табл. 4.

Цифровой материал этой таблицы показывает, что в период отрастания тимофеевки после укоса микрофлора ее ризосферы значительно беднее как по видовому, так и количественному составу. Очевидно, количество органических веществ, выделяемых растением в окружающую среду

Таблица 4

Количество клеток типичных ризосферных бактерий в ризосфере тимофеевки в период отрастания после укоса

(В млн. на 1 г корней)

Название бактерий	Отмывы								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Флюоресцирующие типа Pseud. fluorescens . .	1,5	1,5	1,6	1,7	1,7	1,8	2,4	2,7	14,9
Денитрифицирующие типа Chrom. denitrificans	1,2	1,1	1,1	1,4	1,7	1,8	2,2	2,4	12,9
Микобактерии									
а) Mycobact. phlei . . .	1,1	1,2	1,4	1,4	1,5	1,6	1,8	2,2	12,3
б) Mycobact. citreum .	0,2	0,3	0,3	0,3	0,4	0,7	0,9	1,1	4,2
в) Mycobact. fluorescens	0,2	0,2	0,4	0,3	0,5	0,6	0,9	1,3	4,4

Таблица 5

Количество клеток типичных ризосферных бактерий в ризосфере тимофеевки третьего года жизни по фазам развития растения

(В млн. на 1 г корней)

Название бактерий	Отмывы								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
I. Период весеннего отрастания									
Флюоресцирующие бактерии	2,5	2,6	2,7	2,7	2,8	2,9	3,2	3,9	23,3
Денитрифицирующие бактерии	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,3	1,7	1,9	10,9
Pseud. radiobacter . . .	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	—	—	—	1,5
Микобактерии	1,1	1,2	1,3	1,7	1,8	1,9	2,5	3,1	14,5
II. Фаза выбрасывания султана									
Флюоресцирующие бактерии	4,2	4,3	4,4	4,6	4,9	5,9	6,7	7,9	42,9
Денитрифицирующие бактерии	2,1	2,4	2,7	3,3	3,3	3,9	4,1	4,9	25,7
Pseud. radiobacter . . .	1,0	1,1	0,5	0,6	0,7	—	—	1,8	5,8
Микобактерии	4,3	4,4	4,7	5,2	5,4	6,1	6,4	6,8	43,3
Пигментные	0,8	0,7	0,9	1,1	1,4	1,4	1,5	1,7	9,5
III. Фаза цветения									
Флюоресцирующие бактерии	7,2	7,1	7,3	7,4	7,5	7,9	8,2	9,1	61,7
Денитрифицирующие бактерии	2,3	2,4	2,4	2,5	2,7	2,7	3,1	3,4	21,5
Pseud. radiobacter . . .	0,6	1,0	1,1	1,2	1,4	1,5	1,6	1,8	10,2
Микобактерии	4,1	4,0	3,9	4,7	5,8	10,4	19,2	20,5	72,5
Пигментные	1,0	1,1	1,2	1,9	1,8	1,9	1,1	0,8	10,8
IV. Период отрастания после укоса									
Флюоресцирующие бактерии	1,9	2,1	2,1	2,3	2,2	2,3	2,4	2,8	18,1
Денитрифицирующие бактерии	1,2	1,4	1,9	2,0	2,1	2,7	2,9	3,1	17,3
Pseud. radiobacter . . .	0,4	0,1	0,6	0,5	0,4	0,6	0,7	0,9	4,2
Микобактерии	1,5	1,6	1,9	1,8	1,7	1,8	2,2	2,4	14,9

через его корневую систему, сократилось из-за уменьшения ассимилирующей поверхности. Кроме этого, изменился, видимо, и качественный состав корневых выделений, так как пигментные бактерии совсем исчезли из ризосферной микрофлоры.

При исследовании состава ризосферных бактерий тимофеевки в те же фазы развития растения, но на третьем году его жизни, не удалось установить особенно резких различий по периодам развития, кроме обнаружения в их составе в небольшом количестве Pseud. radiobacter и заметного увеличения общего их количества по сравнению со вторым годом жизни. По всей вероятности, данное растение обладает достаточно высокой физиологической активностью и на третьем году жизни. Результаты анализов на третьем году жизни растения, проводившихся в те же фазы развития, приводятся в табл. 5.

Выводы

1. Микрофлора ризосферы тимофеевки резко отличается от типичной почвенной микрофлоры. Последняя не только представлена гораздо более разнообразными формами, но и включает в свой состав многочисленных представителей спороносных бактерий. Микрофлора же ризосферы тимофеевки более однородна и представлена в основном неспороносными бактериями.

2. Ризосферная микрофлора тимофеевки имеет в своем составе как однотипные формы с другими сельскохозяйственными растениями, так и формы более специализированные.

3. Количество клеток ведущих ризосферных бактерий меняется у тимофеевки по годам жизни растения и по фазам его развития. По годам жизни количество ризосферных бактерий уменьшается. При сравнении же их количественного развития в течение одного года легко установить, что наибольшее количество приходится на фазу цветения. В фазы весеннего и осеннего отрастания количество бактерий в ризосфере тимофеевки сильно уменьшается.

4. Исследование состава ризосферных бактерий у растений, выросших в полевых условиях и в условиях вегетационного опыта, показывает, что особых отличий не наблюдается.

5. Внесение в почву органических и минеральных удобрений в вегетационных опытах всегда повышало количество бактерий, развивающихся в ризосфере тимофеевки.

6. Наиболее широко представленными в ризосфере этого растения оказались флуоресцирующие и денитрифицирующие бактерии, а также микобактерии типа Mycobact. phlei, Mycobact. citreum и Mycobact. fluorescens.

Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева

Получено 15. IX. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Березова Е. Ф. Микрофлора ризосферы льна и ее роль в развитии растения. Диссертация, 1946.
2. Жуковская П. Н. Состав ризосферных микроорганизмов культурных растений. Тр. ВИУАА, вып. 29, 1949.
3. Исакова А. А. Отбор корнями растений специфической микрофлоры из почвенного микробного комплекса. ДАН СССР, 25, № 4, 317, 1939.
4. Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений. Обзор литературы. Микробиология, IX, 395, 1940.
5. Красильников Н. А., Крисс А. Е. и Литвинов М. А. Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений. Микробиология, V, 87, 1936.
6. Федоров М. В. и Теппер Е. З. Об условиях, определяющих приживаемость азотобактера в ризосфере с.-х. растений и в почве. Микробиология, XVI, 498, 1947.

ДИФФУЗИЯ В МОЛОЧНОКИСЛОМ БРОЖЕНИИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Л. И. Комарова

Диффузия играет первостепенную роль в процессах жизнедеятельности клетки, так как обмен веществ требует бесперебойного подвода к клетке свежих питательных веществ и постоянного удаления продуктов реакции. Малая скорость диффузии, однако, во многих случаях не может обеспечить реагирующими веществами быстро текущую реакцию, и клетка начинает испытывать голодание в средах, содержащих избыточное количество необходимых для жизни веществ. Так, Иерусалимский [1] указывает на то, что обмен веществ у микроорганизмов совершается значительно скорее, чем поступление веществ из питательной среды к поверхности клетки. В силу этого около клеток создаются зоны, насыщенные продуктами реакции, наличие которых лимитирует скорость микробиологических процессов.

Под диффузией в широком смысле этого слова понимается процесс уравнения концентрации.

Различают молекулярную и конвективную диффузию (Франк-Каменецкий [5]). Молекулярная диффузия вызывается тепловым движением частиц. Конвективная диффузия вызывается конвекцией, возникающей в результате разницы в концентрации и температуре, а также в результате применения различных перемешивающих устройств. Одной из форм проявления конвективной диффузии следует считать диффузию, обусловленную естественной конвекцией, возникающей в среде в результате различного удельного веса исходных веществ и продуктов реакции в момент их образования (Комарова [3]).

Задачей данной работы было установление неравномерности диффузии в молочнокислом брожении, протекающем при различных условиях.

Методика

Работа была проведена с молочнокислыми бактериями Thermobacterium cereale (Bact. Delbrückii).

В качестве питательной среды было использовано пивное сусло и 15%-ный раствор сахарозы на дрожжевой воде с автолизатом (1%).

Определение кислотности сусла производилось путем титрования 20 мл среды нормальным раствором едкого натра. Число миллилитров данного раствора, пошедшего на нейтрализацию 20 мл сусла, составляло число градусов кислотности. Индикатором служил лакмус.

Подсчет клеток производился в камере Тома. Мутность среды, определяемая числом взвешенных в среде клеток, определялась в фотокалориметре при помощи гальванометра.

Скорость диффузии углеводов определялась в диффузиометрах Эгольма. Коэффициент диффузии вычислялся по формуле:

$$D = \frac{h^2}{4xt},$$

где D — коэффициент диффузии, t — время в сутках, h — высота слоя жидкости в сантиметрах; x — число, найденное по таблицам Стеффана и Кавальки (Морозов и Путилова [4]).

Раствор краски, как раствор, обладающий меньшим удельным весом, чем питательная среда, помещался в верхний слой диффузиометра.

Влияние перемешивания на молочнокислое брожение

Молочнокислое брожение существенно ускоряется при перемешивании. В силу этого на предприятиях, вырабатывающих молочную кислоту, применяется механическое перемешивание (Шапошников [6]).

Наши опыты показали, что перемешивание значительно ускоряет размножение молочнокислых бактерий и процесс накопления молочной кислоты (табл. 1).

Таблица 1

Влияние перемешивания на молочнокислое брожение (Пивное сусло плотностью 16,5°, без мела, при 30°)

Условия опыта	Часы брожения	Кислотность сусла в ° D	Количество клеток в 1 мм³
Без перемешивания . .	18	0,90	24 000
При перемешивании . .	18	3,05	66 000

Ускорение молочнокислого брожения при перемешивании указывает на то, что питательная среда, в которой протекает химический процесс, вызываемый бактериями, не является однородной. Молекулы углеводов, витаминов и других необходимых для жизни веществ прежде всего потребляются микроорганизмами в зонах, непосредственно прилегающих к клеткам.

В результате этого клетки начинают испытывать голодание, несмотря на наличие большого количества данных веществ, находящихся в более отдаленных участках среды. Для того чтобы эти вещества стали доступными для микроорганизмов, требуется перемещение компонентов, обеспечивающее контакт веществ с микробными клетками. В силу этого все виды диффузионных процессов способствуют более быстрому протеканию микробиологических процессов.

Внесение твердых частиц в среду, как и перемешивание, способствует более быстрому протеканию молочнокислого брожения. Поэтому для культивирования молочнокислых бактерий нередко применяется сусло с дробиной, которая способствует более равномерному распространению в среде бактерий, а следовательно, и более свободному протеканию диффузии.

При естественном течении процесса молочнокислого брожения клетки бактерий естественно находятся в среде во взвешенном состоянии, что также способствует усилению диффузионных процессов.

Влияние интенсивности молочнокислого брожения на расположение клеток

Наблюдения над кинетикой молочнокислого брожения показали, что взвешенное состояние клеток присуще культуре бактерий далеко не во все периоды брожения. Это состояние не является функцией общего количества клеток, а является величиной, зависимой от интенсивности брожения. В периоды бурного брожения число взвешенных клеток является наибольшим, в периоды слабого брожения средним и в периоды остановки брожения бактерии, как правило, опускаются на дно бродильного сосуда.

В наших опытах количество бактерий, находящихся во взвешенном состоянии в различные периоды брожения, определялось как прямым подсчетом, так и по степени мутности среды (табл. 2).

Таблица 2

Изменение мутности среды в различные периоды молочнокислого брожения
(15%-ная сахароза на дрожжевой воде при 48°)

Дни брожения	Показания гальванометра (фотоколориметр)	Мутность среды	Число взвешенных клеток в 1 мм³	Общее число клеток в 1 мм³ среды	Кислотность среды
После посева	0,2	Прозрачная	2 000	2 000	0,10
1	6,2	Мутная	11 600	12 000	0,25
2	5,0	»	10 400	14 200	0,32
3	2,4	Слабомутная	6 600	16 000	0,38
4	0,4	Прозрачная	2 500	16 600	0,40

Из таблицы видно, что в первые два дня молочнокислого брожения мутность среды, обуславливаемая взвешенными в среде клетками, является наибольшей. В дальнейшем мутность среды снижается за счет оседания клеток на дно бродильного сосуда. Общее число является наибольшим в конце брожения (рис. 1).

Зависимость взвешенности клеток от интенсивности молочнокислого брожения позволяет предполагать, что клетки удерживаются в среде благодаря конвекционным токам, возникающим в результате выделения в среду продуктов реакции. Хотя молочнокислое брожение протекает без выделения больших количеств газообразных продуктов, однако некоторое количество газа всегда выделяется в среду и разность в плотности продуктов реакции и исходных веществ ведет к возникновению конвекционных токов, способствующих усилению диффузионных процессов.

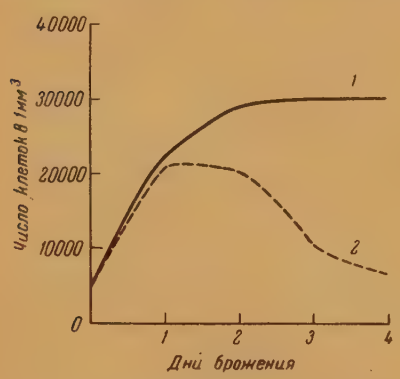


Рис. 1. Влияние возраста культуры на расположение клеток в среде (молочнокислое брожение). *1* — общее число клеток; *2* — число клеток, взвешенных в среде

Зависимость мутности среды от интенсивности брожения является настолько тесной, что по степени мутности сбраживающей жидкости можно безошибочно определять степень интенсивности химического процесса, вызываемого микроорганизмами.

Зависимость взвешенности клеток от интенсивности кислотообразования позволяет высказать предположение, что все факторы, влияющие на скорость молочнокислого брожения, косвенно влияют на положение клеток в среде, а следовательно, и на диффузионные процессы. Для проверки правильности данного предположения было испытано влияние двух факторов температуры и мела.

При протекании молочнокислого брожения при 48° мутность сусла является наибольшей, при 0° — наименьшей.

Передвижение в среде твердых частиц, составляющих осадок, имеющее место при культивировании бактерий при 48° и отсутствующее при 0°, позволяет предполагать, что взвешенность клеток при 48° обуславливается конвекционными токами, возникающими в процессе реакции.

Влияние мела на диффузионные процессы в молочнокислом брожении

Внесение мела в питательную среду существенно ускоряет процесс размножения молочнокислых бактерий и процесс превращения углеводов в молочную кислоту (табл. 3).

Таблица 3

Влияние мела на скорость разложения сахара молочнокислыми бактериями

(Пивное сусло плотностью 15°, при 48°)

№ сосуда	Среда	Часы брожения	Общее количество сахара в г на 100 мл	Израсходовано сахара в г на 100 мл	Количество бактерий в 1 мм³
1	Пивное сусло	В начале опыта	12,5	Нет	12 600
2	Пивное сусло без мела . .	24	11,6	0,9	96 000
3	Пивное сусло с мелом . .	24	10,1	2,4	268 000

Ускорение молочнокислого брожения при внесении мела в среду следует объяснять не только усреднением среды, но и ускорением диффузионных процессов.

Действительно, предыдущими опытами было установлено, что фактором, лимитирующим скорость молочнокислого брожения, является отсутствие реагирующих веществ в зонах, прилегающих к клеткам. Следовательно, сам фактор ускорения молочнокислого брожения при внесении в среду мела говорит об ускорении диффузионных процессов.

Наблюдения над процессом сбраживания сусла молочнокислыми бактериями в присутствии мела говорят об интенсификации перемещения компонентов в среде при внесении мела, так как бурно выделяющиеся пузырьки углекислого газа увлекают за собой неподвижные клетки молочнокислых бактерий, твердые частицы сусла и т. д. (табл. 4).

Таблица 4

Влияние мела на скорость движения твердых частиц сусла

Среда	Часы брожения	Скорость движения в см/сек	
		пузырьков	твердых частиц
Небродящее сусло .	Контроль	Движение	отсутствует
Бродящее сусло . .	20	Следы	0,05
Бродящее сусло с мелом	20	10	0,8

Для определения влияния мела на диффузионные процессы 30 мл 15%-ного раствора сахарозы на дрожжевой воде с мелом и без мела помещались в стерилизованные диффузиометры.

После заражения молочнокислыми бактериями диффузиометры ставились в термостат. Через 20 часов брожения на бродящую среду осторожно наслаивалось 10 мл раствора краски (нейтральной красной 1 : 1000.) Через 30 минут из диффузиометров жидкость послойно сливалась в колбочки на 10 мл и в них определялось содержание краски в фотоколориметре.

Определения показали, что при сбраживании молочнокислыми бактериями среды с мелом диффузия веществ в этой среде протекает во много раз скорее, чем при сбраживании этой же среды без мела (табл. 5).

Подобные результаты были получены также при сбраживании молочнокислыми бактериями в пробирках сусла (рис. 2).

Таблица 5

Влияние мела на диффузионные процессы в молочнокислом брожении
(15%-ная сахароза на дрожжевой воде, при 48°)

№ диффузиометра	Среда	Часы брожения	Часы диффузии	Содержание красителя в г на 100 мм слои диффузиометра I	II	III	IV	Конвекция
1	Без мела	20	0,5	0,1	Следы	0	0	Следы
2	С мелом	20	0,5	0,025	0,025	0,025	0,025	Бурная конвекция
3	Контроль (стерильная среда)	20	24	0,080	0,018	0,002	—	Отсутствует

Значительное усиление диффузионных процессов при сбраживании сред молочнокислыми бактериями в присутствии мела позволяет говорить о том, что ускорение молочнокислого брожения при добавлении в среду мела обуславливается не только усреднением среды, но и усилением диффузии. Это усиление обуславливалось естественной конвекцией, возникающей в результате химического взаимодействия мела с молочной кислотой.

Рис. 2. Влияние мела на диффузионные процессы в молочнокислом брожении (пивное сусло плотностью 15°, при 48°). Время брожения 20 часов; время диффузии 0,5 часа; диффундирующее вещество нейтральная красная 1:1000

При низкой температуре влияние мела на диффузионные процессы заметно ослабевает в силу уменьшения количества газообразных продуктов реакции, выделяющегося в единицу времени (табл. 6).

Большая мутность среды при сбраживании сусла с мелом при 48° и подсчеты клеток показали, что в этих условиях почти все клетки находятся во взвешенном состоянии, непрерывно передвигаясь в питательной среде, что и говорит об интенсивном снабжении клеток питательными веществами. При этой же температуре, но без мела, как и при наличии мела при низкой температуре, диффузионные процессы протекают весьма вяло, что и говорит о том, что скорость диффузионных процессов находится в прямой зависимости от скорости реакции.

Действительно, опыты Иерусалимского, Анисимовой и Ерохиной [2] показали, что мелкораздробленный мел ускоряет ацетоно-этиловое брожение не только за счет нейтрализации среды, но и за счет более равномерного распределения в среде бактерий, удерживающихся на поверхности твердых частиц. К этому выводу авторы пришли на основании того, что дополнительно вносимый мел не влиял на величину pH среды.

Примитивные одноклеточные организмы, какими являются дрожжи и бактерии, в процессе эволюции выработали способность регулировать площадь поверхности соприкосновения популяции с окружающей средой в зависимости от условий их обитания. Действительно, мы видели, что клетки микробов при благоприятных условиях переходят во взвешенное состояние, увеличивая площадь соприкосновения с окружающей средой и усиливая тем самым диффузию. Наоборот, при неблагоприятных для жизни условиях, например при истощении питательной среды, клетки,

Таблица 6

Влияние мела и температуры на диффузионные процессы в молочнокислом брожении

(Пивное сусло)

Среда	Температура в °	Часы брожения	Часы диффузии	Содержание красителя в г на 100 мл				Конвекция
				слои диффузиометра				
				I	II	III	IV	
С мелом	48	20	0,5	0,025	0,025	0,025	0,025	Сильная
„ „	20	20	0,5	0,1	Следы	0	0	Слабая
Без мела	48	20	0,5	0,1	„	0	0	Следы

как правило, опускаются на дно, сокращая тем самым поверхность соприкосновения с неблагоприятной для их жизни средой.

Основной причиной, обуславливающей переход неподвижных клеток микроорганизмов во взвешенное состояние, как мы видели, являются конвекционные токи, возникающие в результате химической реакции. Эти конвекционные токи увлекают легкие клетки микроорганизмов в толщу питательной среды, способствуя тем самым усилению диффузии.

Это обстоятельство должно быть учтено в тех случаях, когда при промышленном применении микроорганизмов желательно ускорить процесс диффузии.

Выводы

1. Способность клеток находиться во взвешенном состоянии присуща различным видам микроорганизмов. Эта способность носит приспособительный характер, так как она способствует усилению диффузионных процессов, т. е. тех процессов, которые обычно лимитируют скорость микробиологических процессов.

2. Взвешенное состояние микроорганизмов зависит от интенсивности химического процесса, ими вызываемого, и обусловлено наличием конвекционных токов, возникающих в результате реакции.

3. При действии различных факторов, ускоряющих микробиологический процесс (температура, мел и т. д.), клетки микроорганизмов переходят во взвешенное состояние, развивая огромные поверхности соприкосновения клеток со средой и тем самым способствуя усилению диффузии.

Всесоюзный научно-исследовательский институт спиртовой промышленности
Москва

Получено 29. IV. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иерусалимский Н. Д. Азотное и витаминное питание микробов. Изд-во АН СССР, М., 1944.
2. Иерусалимский Н. Д., Анисимова С. А. и Ерохина Л. И. Полноценная синтетическая среда для ацетоно-этиловых бактерий. Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, 2, 114, 1952.
3. Комарова Л. И. Роль естественного перемешивания в спиртовом брожении. Микробиология, XXI, 579, 1952.
4. Морозов А. А. и Путилова И. Н. Практикум по коллоидам. Гизлегпром М., 1933.
5. Франк-Каменецкий Д. А. Диффузия и теплопередача в химической кинетике, Изд-во АН СССР, М.— Л., 1947.
6. Шапошников В. Н. Техническая микробиология. Изд-во «Сов. наука», М., 1948.

О ПАРАЗИТАРНЫХ И ФИТОСИМБИОТРОФНЫХ СВОЙСТВАХ ВИДОВ РОДА FUSARIUM Lk.

В. И. Билай

Согласно современным представлениям, грибы из рода фузариум относятся к сапрофитным организмам с явно выраженными паразитарными свойствами по отношению к определенным растениям. Основанием для подобного рода представлений часто является частое обнаружение разных видов этого рода грибов на растениях, а не экспериментальное установление их паразитарных свойств. Значительное же число заболеваний растений отнесено к фузариозам не только без экспериментальной проверки патогенных свойств, но и без определения видовой принадлежности возбудителя. Так, например, для многих растений описаны корневые гнили, гнили сеянцев, завязей, рассады и другие заболевания без указания видовой принадлежности возбудителя.

По сведениям о фитопатогенных свойствах видов фузариум, имеющимся в основных монографиях этого рода, насчитывается свыше 50 семейств и 200 видов растений, на которых были обнаружены эти грибы.

Несмотря на широкое распространение фузариум на многих растениях, можно отметить, что на разных растениях обнаруживаются определенные виды или группы видов этого рода. Так, на зерне и корнях хлебных злаков преимущественно находятся виды секций Discolor, Roseum, Gibbosum; поражение клубней картофеля вызывается преимущественно видами секции Martiella; увядание различных растений — видами секции Elegans. При этом патогенность отдельных культур из видов, преобладающих на том или ином растении или его органе, чрезвычайно вариабильна. Следует также отметить, что чем меньше изучено данное заболевание растения и условия его поражения, тем большее число видов фузариум приводится в качестве его предполагаемого возбудителя.

Развитие определенных видов фузариума на различных органах растения, их пребывание в определенных фазах роста растений позволяют сделать вывод о фитотрофных свойствах отдельных видов.

Изучению фузариозов различных растений посвящено много исследований, которые обычно представляют собой описание заболевания и возбудителя при эпифитотиях. Значительно меньшее число исследований проведено по изучению патогенных свойств отдельных видов для разных растений при искусственном заражении. Почти совершенно не изучен характер взаимоотношений между разными видами этого рода и разными растениями при отсутствии видимых признаков заболевания последних. В отдельных исследованиях имеются указания на развитие мицелия фузариума в тканях здоровых растений. Так, Наумов [5] при изучении фузариозов хлебных злаков Приморской области отмечал наличие мицелия гриба в тканях на протяжении всего стебля растения; Тупиневич [7] при искусственном заражении пшеницы разными видами фузариум отмечал слабую их патогенность, а в одном варианте опыта при заражении зерна и снижении температуры перед колошением наблюдал повышение урожая пшеницы против контроля. Дорохова [4] и другие исследователи при изучении микотрофного питания пшениц среди грибов развивающихся в клетках корней, отмечают наличие фузариума. В отдельных работах зарубежных авторов по фузариозам хлебных злаков (корневых гнилей) отмечается наличие грибов из рода фузариум на корнях здоровых растений. При изучении патогенных свойств отдельных видов фузариум, выделенных из больных корней злаков, выяснено, что патогенными свойствами обладают Fus. graminearum и Fus. culmorum. Fus. oxysporum не патогенен для злаков и поселяется на мертвых корнях после уборки урожая [14, 15]. Падвик отметил, что при совместном заражении пшеницы Fus. avenaceum и Oph. graminis значительно меньше проявляется корневая гниль по сравнению с заражением одним Ophiobolus graminis. То же отме-

чается и в отношении Fus. culmorum, который при заражении им пшеницы предохранял корни от поражения другими грибами [13]. Гордон и Шпрак [9] из поверхностно простерилизованных корней пшеницы выделили 1715 культур, относящихся к 9 видам, из них к Fus. equiseti принадлежало около 46%, к Fus. oxysporum — около 44%, а наиболее патогенный вид Fus. culmorum составлял только около 0,18%. При этом, как указывают авторы, первый вид выделялся преимущественно в ранний период вегетации растений, а второй — в более поздний. Авторы делают заключение, что в условиях их опытов виды фузариум, обнаруживаемые на корнях хлебных злаков, не имеют существенного значения в этиологии корневой гнили. Испытание патогенных свойств разных видов фузариум, проведенное другими исследователями, также показывает, что из многих видов, выделяемых из корней или зерна злаков, только отдельные виды и их культуры обладают в той или иной степени выраженными патогенными свойствами для этих растений. При изучении грибной флоры ризосферы цитрусовых [12] отмечено преобладание фузариум («Fus. sp.»). Различные виды фузариум были изолированы из поверхностно стерилизованных корней цитрусовых, без видимых признаков их поражений. Аналогичные данные получены при испытании патогенных свойств грибов, выделенных из корней люцерны и клевера. Численно преобладающие виды фузариум обнаруживали слабую патогенность по сравнению с мало встречаемыми, но патогенными культурами видов Pythium [12, 10].

При изучении микофлоры ризосферы яровой пшеницы нами [2] было отмечено, что определенные виды фузариум растут на корнях без видимых признаков их поражения. При этом отмечается значительное увеличение количества этих видов в почве, непосредственно прилегающей к корням, по сравнению с почвой ризосферы. Преобладающими видами в условиях наших исследований были Fus. heterosporum и Fus. sambucinum; мицелий этих видов обильно рос на отмытых от почвы и поверхностно простерилизованных корнях, у основания стебля и корневой шейки. В наших исследованиях [1] по влиянию фузариозного заражения зерна на его всхожесть и развитие проростков было отмечено, что одни виды фузариум, развиваясь на эндосперме зерна и не поражая его зародыша, стимулируют рост проростков, а другие виды — угнетают (Fus. culmorum и Fus. graminearum).

При изучении патогенных свойств видов фузариум, выделенных из различных растений, оказалось, что только немногие из них обладают патогенными свойствами для этих растений. Некоторые виды, развиваясь в ризосфере определенных растений, не вызывают поражения корней и не могут быть отнесены к паразитарным. Возможно, что при накоплении этих видов в ризосфере соответствующих растений могут возникать формы, обладающие патогенными свойствами. При ослаблении устойчивости растительного организма неблагоприятными факторами виды фузариум, не оказывающие патогенного действия на растения, могут вызвать его поражение.

Выяснение фитопатологического значения отдельных видов фузариум, преимущественно развивающихся в ризосфере и на корнях растений, имеет значение для установления характера взаимоотношений между растением и грибом, а также для систематики рода Fusarium. Согласно существующим определителям грибов [6, 16], паразитизм на определенных растениях является основным отличительным признаком отдельных видов (в особенности секции Elegans, отдельных видов секции Martiella и др.). Установление паразитизма во многих случаях было проведено на основании присутствия данного вида гриба на растении, в меньшем числе случаев — на основании проверки патогенных свойств в экспериментальных условиях. Вирулентность отдельных культур для соответствующих растений без сравнительного испытания на других растениях была признана многими исследователями как специфический признак для характеристики отдельных видов. Между тем проведенными в последние годы исследованиями установлено отсутствие строгой специфичности по отношению к определенным растениям не только у отдельных видов, но и их разновидностей и форм [8].

Нами были изучены патогенные и фитосимбиотрофные свойства ряда видов Fusarium по отношению к злакам и хлопчатнику.

Изучение влияния разных видов фузариум на растения производилось путем предпосевного заражения семян злаков и последующего наблюдения за ростом и урожаем, а также путем испытания патогенности многочисленных культур, выделенных из почвы ризосферы и здоровых корней

для проростков хлопчатника. Опыты со злаковыми растениями были проведены в лабораторных, вегетационных и частично в полевых условиях, а с хлопчатником в лабораторных условиях.

В результате проведенных исследований на протяжении двух лет было установлено [3], что разные виды оказывают неодинаковое влияние на всхожесть, рост и урожай злаков. Так, при заражении почвы или зерна яровой пшеницы в условиях вегетационного опыта культурами Fus. culmorum, Fus. avenaceum, Fus. avenaceum v. herbarum и некоторыми культурами Fus. sporotrichiella отмечено значительное повышение урожая.

Указанные виды являются обычно широко распространенными на зерне, корнях, а также в почве ризосферы хлебных злаков. В табл. 1 приводим данные о влиянии фузариозного заражения на рост и урожай ржи (вегетационный опыт). Посев ржи производился в деревянные ящики в нестерильную почву. Рожь перед посевом заражалась культурами испытуемых видов фузариум. Несмотря на увеличение числа видов фузариум по сравнению с их содержанием в почве, отмечается положительное влияние разных видов на рост и урожай.

Таблица 1

Влияние заражения некоторыми видами фузариума на урожай и рост ржи

Название вида и № культуры	Урожай				Характеристика колосьев					
	зерна		соломы		число на одно растение		длина одного колоса в см		число зерен в колосе	
	при заражении									
	зерна	почвы	зерна	почвы	зерна	почвы	зерна	почвы	зерна	почвы
Контроль	27,4		95,5		1,0		4,4		13	
Fus. culmorum 3	31	30	79	76	0,9	0,9	4,9	4,6	15	15
Fus. culmorum 2	33	28	86	80	0,8	0,8	5,4	4,8	16	17
Fus. semitectum	55	57	181	109	1,6	1,3	5,6	5,7	16	19
Fus. avenaceum v. herbarum 1	116	66	243	180	1,7	1,2	8,6	6,8	27	20
Fus. avenaceum 21	181	136	286	220	2,6	1,4	7,4	8,5	29	36
Fus. avenaceum 11	67	50	164	120	1,4	1,1	5,6	5,4	20	21
Fus. avenaceum 2	47	52	105	130	1,0	1,2	6,0	7,0	20	20
Fus. sporotrichiella 1	52	52	120	95	1,0	1,0	7,0	6,6	21	21
Fus. sporotrichiella 2	49	26	98	82	1,0	1,0	6,0	3,7	21	11
Fus. sporotrichiella 26	40	42	127	133	1,0	1,0	5,5	4,6	18	16
Fus. sporotrichiella 42	107	73	219	173	1,8	1,5	7,7	7,0	26	23
Fus. sporotrichiella 9	28	30	71	63	0,9	0,9	4,6	5,0	13	14

Как видно из приведенных данных, только отдельные культуры из числа испытанных нами вызывают незначительное уменьшение урожая по сравнению с контролем. В большинстве случаев наблюдается довольно значительное увеличение урожая. В этих же вариантах опытов наблюдалось и увеличение числа корней и продуктивных стеблей на одно растение. Аналогичные данные о положительном влиянии предварительного заражения определенными видами и культурами фузариум зерна были получены в условиях полевого опыта для яровой пшеницы и ячменя [3].

Вносимые культуры разных видов фузариум на протяжении вегетационного периода выделялись из корней здоровых растений наряду с другими видами фузариум и другими видами грибов. Наиболее обильное развитие фузариума на корнях злаков отмечалось в период от начала кущения до молочной спелости. Кроме вносимых при заражении зерна или почвы видов гриба, наиболее часто выделялись виды секций Roseum,

Discolor, Gibbosum. Наоборот, при выделении грибов из почвы ризосферы или здоровых корней хлопчатника преимущественно встречались виды секций Elegans, Liseola и, в значительно меньшей степени, секции Martiella и совсем незначительное место занимали виды секций Roseum, Discolor, Gibbosum. При выделении видов фузариум из почвы ризосферы и здоровых корней ряда других растений мы наблюдали преобладание комплекса определенных видов. Так, например, из корней кок-сагыза выделялись преимущественно виды секции Martiella, Elegans, а затем виды секций Discolor, Gibbosum и других. Таким образом, проведенные исследования по изучению видового состава фузариума в почве ризосферы и на здоровых корнях разных растений также позволяют отметить фитотрофность отдельных видов этого рода. В предварительных опытах с водными культурами ряда растений при искусственном заражении разными видами фузариум нами также было установлено, что мицелий многих видов растет в клетках коровой паренхимы и в корневых волосках, не вызывая их заболевания.

Испытание патогенных свойств видов секций Elegans и Liseola, выделенных из корней хлопчатника и почвы, прилегающей к ним в разные фазы роста растений, и росших в различных почвенных условиях, показало отсутствие строго выраженных патогенных свойств. Так, при испытании 80 культур при обильном заражении стерильного песка перед посевом только 4% из испытываемых культур вызывали гибель всходов хлопчатника, 62% не оказывали патогенного влияния, а остальные культуры в различной степени вызывали угнетение роста корешка и проростка по сравнению с контролем. Однако при последующем заражении почвы культурами, вызывавшими гибель всходов, мы не отмечали проявления их патогенных свойств не только для всходов, но и для взрослого растения, хотя из поверхностно стерилизованных и растертых корней неизменно выделялась чистая культура внесенного гриба. В следующей серии опытов нами была проверена патогенность для проростков хлопчатника 97 культур секции Elegans, выделенных из здоровых корней хлопчатника и почвы, смытой с них в фазу бутонизации. При выделении указанных культур грибов из растений хлопчатника, росших в разных почвенных условиях, не отмечалось наличия побурения сосудов или некрозов на корнях. При учете результатов опытов по заражению, кроме всхожести хлопчатника в разных вариантах опытов, было также проведено измерение длины корешка и проростка, а также определен сухой вес проростков хлопчатника в каждом варианте опыта.

В результате этих опытов было отмечено, что из 97 испытанных культур только четыре культуры вызывали некрозы и гниль корней проростков, девять культур — незначительное снижение всхожести против контроля. Остальные же испытанные культуры или не оказывали заметного влияния на рост проростков, или даже в определенной степени стимулировали его.

В табл. 2 и 3 приводим некоторые данные опытов по испытанию патогенности разных культур для ростков хлопчатника. При последующем заражении почвы культурами, угнетающими рост проростков, и посеве хлопчатника в эту почву мы не установили для взрослых растений их патогенности.

По реакции срезанных проростков растений нами было исследовано наличие фитотоксинов в фильтратах разных культур секции Elegans, выделенных из различных растений. В результате этих опытов было отмечено, что только у отдельных культур в фильтратах содержатся вещества, вызывающие резко выраженное внезапное увядание проростков. Характер патологических изменений у погруженных в фильтраты разных культур проростков хлопчатника неодинаков.

Патологическое воздействие фильтратов разных культур грибов выражалось в: 1) полном и резко выраженном увядании проростков в тече-

Таблица 2

Влияние разных культур секции Elegans на всхожесть и рост всходов хлопчатника

№ культуры и источники выделения		Всхожесть	Средняя длина в см		Сухой вес 100 проростков в г		
			корешков	стеблей	всего	в том числе	
						корней	стеблей
Почва-чернозем, молодые корни хлопчатника, фаза бутонизации	1	86	6,5	4,6	3,5	0,6	2,9
	2	86	5,8	4,8	4,7	0,8	3,9
	3	90	5,4	4,7	4,6	0,8	3,8
	4	81	5,9	5,6	4,2	0,9	3,3
	5	90	6,0	5,1	3,8	0,6	3,2
	6	82	6,0	4,3	4,8	0,9	3,9
	7	81	6,1	4,3	4,3	0,7	3,6
	8	87	6,3	5,4	5,1	0,7	4,4
	9	87	5,9	3,5	5,5	1,3	4,2
	10	72	5,7	3,9	5,4	0,9	4,5
На той же почве, из старых корней хлопчатника	1	71	6,4	5,3	3,5	0,8	2,7
	2	86	6,4	5,3	4,6	0,7	3,9
Контроль		81	6,2	4,7	4,0	0,7	3,3

Таблица 3

Влияние разных культур секции Elegans на рост всходов хлопчатника

Из общего числа 97 испытанных культур	По длине в см		По сухому весу в г
	корешков	стебля	
Стимулируют	43	41	45
Угнетают	29	16	21
Не оказывают заметного влияния	25	40	31

ние 1—5 часов после погружения, 2) полном увядании и ссыхании листьев, 3) полном увядании и обесцвечивании листьев, 4) незначительной потере тургора и ссыхания листьев и их обесцвечивании. Фильтраты же большинства испытанных культур не вызывали видимых патологических явлений. Степень патологического воздействия фильтратов разных культур зависит от условий их выращивания, возраста культуры гриба и состояния проростка. При погружении срезанных проростков и проростков с корешками реакция их была неодинакова. Повидимому, вещества, вызывающие увядание проростков или другие патологические изменения и образуемые в процессе метаболизма грибов секции Elegans, представляют комплекс веществ, качественный состав которых изменяется в зависимости от условий роста и возраста грибов. Фитотоксины, образуемые видами секции Elegans, не являются специфическими по отношению к определенным растениям. Нами были проведены опыты по установлению наличия фитотоксинов в фильтратах разных культур этой секции, выделенных из зерна хлебных злаков, корне- и клубнеплодов для проростков хлопчатника, табака, томатов, фасоли. Оказалось, что фильтраты отдельных культур вызывают увядание одного, двух или всех испытуемых растений, а отдельные культуры видов секции Elegans не оказывают видимого патологического воздействия на проростки этих растений.

Таким образом, проведенные исследования с грибами секции Elegans также не позволили установить их четко выраженных паразитарных свойств по отношению к растению, из корней которого эти грибы выделены. Фильтраты многих культур также не обладали специфическим действием на определенный вид растения.

Проведенные исследования позволяют характеризовать многие виды и секции рода Fusarium как обладающие выраженными фитотрофными свойствами по отношению к определенным группам растений. Многие наиболее распространенные в почве ризосферы и на здоровых корнях растений виды обладают не патогенными, а симбиотрофными свойствами по отношению к этим растениям. Исследование фитосимбиотрофных свойств разных видов фузариум требует дальнейшего изучения характера их взаимоотношений с определенными растениями в зависимости от условий среды.

Имеющиеся данные позволяют внести соответствующие коррективы в систематику отдельных секций и характеристику видов. Патогенные свойства отдельных видов для определенных растений не могут служить их отличительным признаком. Патогенность характерна только для форм в пределах соответствующих видов. В связи с этим многочисленные виды рода фузариум, установленные отдельными авторами на основе единственного признака их патогенности к определенным растениям, следует рассматривать как формы соответствующих видов.

Выводы

1. Установлена фитотрофность отдельных секций и видов рода фузариум по отношению к определенным растениям (злаковым, хлопчатнику и др.).
2. При искусственном заражении семян и почвы многочисленными культурами видов фузариум, выделенных из здоровых корней и почвы ризосферы, только отдельные культуры обладали патогенными свойствами для соответствующих растений.
3. Полученные данные позволяют внести определенные изменения в систематику рода фузариум, согласно которым патогенность для определенных растений следует рассматривать как характерный признак для отдельных форм в пределах вида, а не разных видов.
4. Необходимо дальнейшее изучение характера взаимоотношений между разными видами рода фузариум и здоровыми растениями в связи с условиями среды.

Институт микробиологии
им. Заболотного
Академии наук УССР
Киев

Получено 13. VI. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Білай В. И. Вплив фузаріозного заражения зерна хлібных злаків на схожість та ріст ростків. Мікроб. журнал, XIII, 4, 1951.
2. Білай В. И. и Дарменко М. С. Мікофлора ризосферы яроі пшениці при різних системах живления в сівозміні. Наукові праці відділу с. г. наук АН УРСР, 1, 1952.
3. Білай В. И. Вплив різних видів фузаріум на хлібні злаки. Мікроб. журнал, XIV, 4, 1952.
4. Дорохова Н. А. О микотрофном питании пшениц. Доклады Московск. с.-х. академии им. Тимирязева, вып. 7, 1948.
5. Наумов Н. А. «Пьяный хлеб». Наблюдения над несколькими видами рода Fusarium. Тр. по микологии и фитопатологии, 12, 1916.
6. Райло А. И. Грибы из рода фузариум. Госсельхозгиз, М., 1950.
7. Тупиневич С. М. Фузариоз пшеницы и результаты его изучения. Тр. Воронежск. станц. защиты раст., вып. 1 (XII), 1936.
8. Armstrong J. K. and Armstrong G. M. Physiological rases of the Crotalaria wilt Fusarium. Phytopath., 41, 8, 1951.

9. Gordon W., Spraque R. Species Fusarium associated with root rots of the Gramineae in Northern Great Plains. Plant Dis. Rep., **25**, 7, 941.
10. Kilpatrick R. A., Hanson E. W. Relative prevalence of fungi associated with root and crown rots of red clover in Wisconsin. Abstr. in Phytopath., **41**, 1, 1951.
11. Martin J., Joseph H. Some observations of fungal flora of California citrus soils. Rev. Appl. Myc., **27**, 11, 1943; Califor. Citrogr., **33**, 5, 1948.
12. Melhus J., Martin J., Murhy H. Botany of plant pathology section. Rev. J. agr. Exp. Sta., 1940—1941, Part 1, 1943.
13. Padwick G. W. Some problems of control of soil-borne fungal diseases in plants. Rev. Appl. Myc., XXIII. 7. 1944. An Vol. R. bot Gdn., Calcutta. 1942.
14. Spraque R. Root rots of cereals and grasses in North Dakota. Rev. Appl. Myc., XXIV, 6, 1945.
15. Spraque R. Controlling root rots of cereals and grasses, Rev. Appl. Myc., **3**, 1948.
16. Wollenweber H., Reinking O. Die Fusarien. Berlin, 1935.

РАЗВИТИЕ ГРИБА EMPUSA GRYLLI (FRES.) NOWAK В ТЕЛЕ ИТАЛЬЯНСКОЙ САРАНЧИ

А. А. Евлахова

Вопрос действия энтомопатогенных грибов на ткани поражаемых ими насекомых давно интересовал многих исследователей.

Известен ряд работ с 1893 по 1933 г. [4, 5, 6, 9, 11, 12, 13] по развитию представителей интересующей нас группы грибов из семейства Entomophthoraceae в теле различных насекомых, преимущественно чешуекрылых и двукрылых.

В недавнее время (1939—1951) в зарубежной печати появились работы о поражении энтомофторовыми грибами родов Empusa и Entomophthora верблюдки [15], капустной моли [14], комнатной мухи [8] и хлебной жужелицы [7]. В этих работах приведены оригинальные исследования патологических изменений, происходящих в теле насекомых под влиянием паразитических грибов.

В отечественной и зарубежной литературе почти совершенно отсутствуют фактические данные о характере развития грибов в теле саранчевых насекомых, тогда как это представляет несомненный интерес в связи с большой ролью гриба Empusa grylli во внезапном прекращении в некоторые годы массовых вспышек размножения итальянской саранчи и одиночных кобылок.

Общие сведения о заболевании итальянской саранчи и других саранчевых, а также о значении болезней как фактора, ограничивающего массовое размножение этих насекомых, имеются у Уварова [3], Шефера (Schaefer [10]), Скайфа (Skaife [11]) и у большого числа авторов, приведенных в специальном обзоре по энтомофторовым грибам [2].

Учитывая сказанное, мы считали возможным привести собственные наблюдения над поражением итальянской саранчи или пруса (Calliptamus italicus L.) грибом E. grylli.

Материалом для этой работы послужили полевые и лабораторные исследования эпизоотий в годы массового размножения этого вредителя в Молдавии в 1947 г. и Краснодарском крае в 1949 г. и результаты гистологического изучения прусов, собранных в полевых условиях в различных стадиях заболевания.

Настоящая статья содержит преимущественно данные микроскопических и гистологических исследований. Вопросы, касающиеся динамики эпизоотий, вызываемых грибом E. grylli, и условий, в которых они возникают и принимают массовый характер, представляют предмет отдельной статьи.

Прусы здоровые и пораженные, собранные в поле, вскрывались и просматривались под микроскопом в тотальных препаратах и фиксировались (после удаления ног, крыльев и головы) для гистологических исследований. Для фиксации применялись сулемовый фиксатор и 70°-ный спирт с формалином. После проведения через спирты и ксилол образцы заливались в парафин и микротомировались с толщиной среза 8—10 μ.

Для окраски препаратов применялись преимущественно железный гематоксилин Гейденгайна с докраской эозином, а также смесь Маллори и 1%-ные эозин и метиленовая голубая. Гистологические препараты фотографировались с раздвижной фотокамерой под микроскопом Цейсса.

Внешний вид прусов, пораженных грибом E. grylli, отличается характерными особенностями. По нашим наблюдениям, совпадающим с описаниями Видгальма [1], Уварова [3] и Скайфа [11], больные насекомые взбираются на верхушки трав, судорожно обхватывая ногами стебли растений. Задние ноги часто бывают расставлены в стороны или вытянуты. В такой позе прусы погибают и остаются на растениях. Мы отмечали группы погибших прусов из 8—10 экземпляров на одном травянистом растении (лебеды, ромашки) и до 20 штук на растении подсолнуха. Вблизи погибших прусов в период эпизоотии можно было находить вялые, ослабленные экземпляры, которые легко собирались руками.

Незадолго перед гибелью брюшко прусов сильно набухает, растягиваясь по сегментам, делается упругим, а несколько позже размягчается.

Нередко мы наблюдали разрывы кожных покровов брюшка с вытеканием бесцветной жидкости, образовавшейся в результате протеолиза тканей тела паразитическим грибком. При этом задний конец брюшка может оторваться и висеть на кишечнике. Такая картина наиболее часто наблюдалась нами у прусов, пораженных в имагинальной фазе.

Последовательные этапы развития энтомофторовых грибов в теле различных насекомых описаны в литературе [3, 5, 9, 14] и кратко сводятся к следующему: конидия, попав на тело насекомого, дает ростовую трубку, проникающую через хитиновый покров и нижележащие слои, и развивается в полости тела в грубый мицелий большого диаметра без перегородок. В дальнейшем мицелий распадается на отдельные клетки круглой, лопастной и вытянутой формы, называемые мицелиальными или гифенными тельцами. Последние являются вегетативной стадией развития энтомофторовых грибов, проходимой в живых насекомых. Эти клетки быстро размножаются почкованием и за несколько часов заполняют все тело пораженного насекомого, которое вскоре погибает. После гибели насекомого гифенные тельца дают начало удлиненным формам, которые выходят на поверхность тела в виде сплошного слоя конидиеносцев, отчленяющих различной формы конидии. В этот период во влажных условиях тело насекомых покрывается сероватым бархатистым налетом.

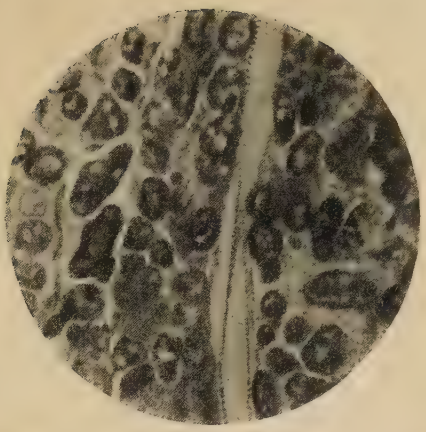
Ниже приводятся данные о развитии гриба E. grylli в теле пруса по нашим исследованиям.

Большинство прусов, фиксированных живыми без внешних симптомов заболевания (вялость, вздутие брюшка), показало нормальную гистологическую картину, однако в некоторых из них был обнаружен гриб в различных стадиях развития.

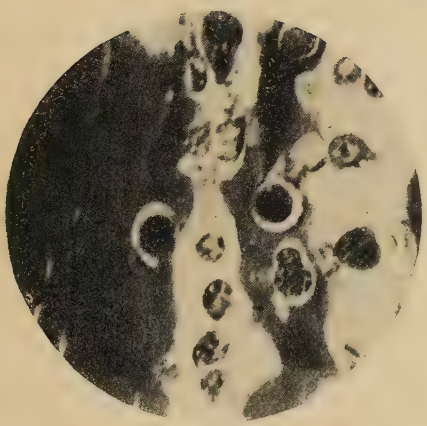
В гистологических препаратах из брюшка вялых прусов, фиксированных живыми, видны скопления мицелиальных телец различной формы от круглых до лопастных (рис. 1). Измерения показали, что они достигают значительных размеров (круглые до 40 μ, вытянутые до 108 μ). Мицелиальные тельца находятся не только в брюшке и груди пруса, но также в голове и ногах, куда они заносятся гемолимфой. Эти клетки сильно вакуолизированы и заполнены запасными питательными веществами (жир, гликоген). В этой стадии поражения уже невозможно различить клетки крови и жировую ткань насекомого, так как эти ткани и вся полость тела заполнены клетками размножившегося гриба. Видны только остатки жировых клеток. В некоторых препаратах мицелиальные тельца встречаются в просветах трахей, что, возможно, вызывает удушье и гибель пруса.

Мышечная ткань также подвергается распаду. На рис. 2, представляющем продольный срез грудной части пруса, фиксированного вскоре после гибели, видны зоны просветления мышц вокруг круглых мицелиальных телец. Это происходит за счет протеолитического действия ферментов, выделяемых грибом в процессе жизнедеятельности.

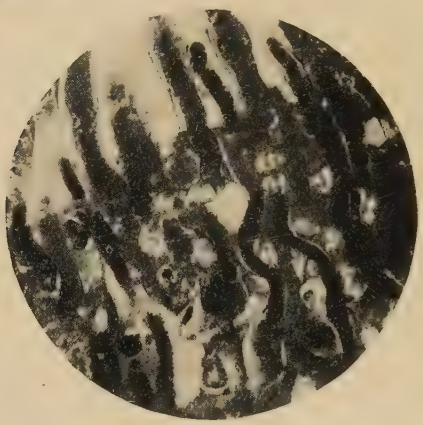
В периферической части поперечных срезов через брюшко пруса,



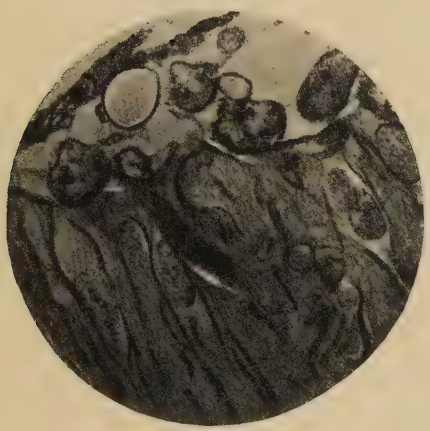
1



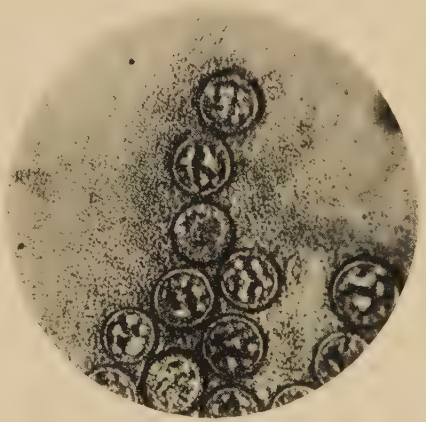
2



3



4



6

Рис. 1. Размножение мицелиальных телец гриба E. grylli в брюшке личинки пруса 4-го возраста. Фиксирована живой. Сулема. Окраска гематоксилином. Ув. 280 ×

Рис. 2. Мицелиальные тельца гриба E. grylli в мышцах груди пруса, фиксированного вскоре после гибели. Спирт с формалином. Окраска Маллори. Ув. 280 ×

Рис. 3. Прорастание через хитиновый покров удлиненных форм гриба E. grylli в самке пруса через 2 часа после гибели. Спирт с формалином. Окраска гематоксилином. Ув. 280 ×

Рис. 4. Проникновение мицелиальных телец и удлиненных форм гриба E. grylli в эпителий стенки средней кишки пруса, фиксированного вскоре после гибели. Спирт с формалином. Окраска гематоксилином. Ув. 340 ×

Рис. 6. Покоящиеся споры гриба E. grylli в висячей капле из брюшка погибшего пруса. Ув. 300 ×

зафиксированного через два часа после гибели, можно видеть прорастание круглых и овальных мицелиальных телец гриба в удлиненные формы, которые, пройдя через гиподерму и хитиновый покров на поверхность тела насекомого, дают начало образованию конидиеносцев. Последние имеют булавовидную форму и очень зернистую плазму, интенсивно окрашивающуюся гематоксилином (рис. 3).

При прорастании через хитиновый покров конидиеносцы также выделяют энзим, вызывающий просветление рогового слоя (что видно на фотоснимке).

Кишечник в начале заражения насекомых остается неразрушенным грибом; полость средней и задней кишки некоторое время свободна от мицелиальных телец, но в прусах, фиксированных вскоре после гибели, можно видеть врастание клеток гриба в эпителий средней кишки, что показано на рис. 4. Аналогичную картину мы наблюдали в яйцевых клетках самок пруса, которые разрушались под действием гриба.

В препаратах из прусов с налетом конидиеносцев виден выход их из тела на поверхность и отпочковывание грушевидных конидий. Гриб E. grylli, как большинство энтомофторовых грибов, образует конидии только на поверхности тела, тогда как некоторые грибы сем. Entomophthoraceae (например, Massospora cicadina Peck.) плодоносят внутри тела пораженного хозяина [6].

Рис. 5. Образование покоящихся спор из мицелиальных телец в теле пруса. Схематический рисунок

В сухую погоду, которая обычно в Молдавии и Краснодарском крае совпадает с концом периода размножения пруса (середина июля — август), гифенные тела превращаются в покоящиеся споры или хламидоспоры, представляющие собой клетки правильной круглой формы, мало разнящиеся по размеру (диаметр около 38 μ), с очень толстыми, сильно преломляющими свет оболочками и грубо зернистой плазмой. В 1949 г. мы наблюдали процесс образования покоящихся спор из гифенных телец в теле пораженного пруса. При этом на лопастном или удлиненном мицелиальном тельце появляется вырост круглой формы, в который переходит все протоплазматическое содержимое клетки; вновь образовавшаяся спора отделяется от пустой оболочки материнской клетки и становится молодой покоящейся спорой (рис. 5).

Аналогичный процесс образования покоящихся спор из гифенных телец описан Гольдштейном (Goldstein [6]) у энтомофторового гриба Massospora cicadina Peck., поражающего цикаду, и Тубефом (Tubeuf [13]) у гриба Empusa aulicae Reich. из сосновой совки. С 15—16 июля в Краснодарском крае мы находили погибших прусов с такими молодыми покоящимися спорами в очень большом количестве. Молодые споры были правильной круглой формы, но еще с тонкими оболочками. Через два-три дня в хранившихся образцах эти клетки превратились в типичные покоящиеся споры с двойными оболочками и крупными каплями жира внутри (рис. 6).

В период массового появления покоящихся спор погибшие прусы становятся более мягкими и водянистыми. При прикосновении к ним у них часто отпадают конечности и голова, при надавливании выделяется светлая жидкость, содержащая огромные скопления белых, видимых в лупу крупинок — покоящихся спор. Наблюдая заболевание пруса в 1880 г. в

Одесской области, Видгальм [1] описал это явление как «жидкий процесс гниения при появлении множества зимних спор».

Вопрос о том, всегда ли образуются покоящиеся споры в теле насекомых или они появляются в каких-то особых условиях, до последнего времени был недостаточно ясным.

По нашим наблюдениям, образование покоящихся спор в теле прусов является обязательным в цикле развития гриба E. grylli и приурочено к концу периода размножения популяции как биологическое приспособление, обеспечивающее сохранение вида.

Покоящиеся споры из трупов погибших прусов, разрушенных ветром и дождем, попадают на почву и сухие растительные остатки, образуя новые очаги инфекции.

Попытки вызвать прорастание покоящихся спор из погибших прусов, сохранявшихся у нас в течение 4 лет (1949—1953), не привели к положительным результатам. Уваров [3] и Спир (Speare [12]) сообщают также, что покоящиеся споры энтомофторовых грибов в лабораторных условиях не прорастали. Возможно, что период покоя у энтомофторовых грибов продолжается значительно больший период, чем у других грибов. Этот вопрос требует специальных исследований в природных условиях в очагах эпизоотий.

Выводы

1. В результате гистологического изучения заболевания итальянской саранчи, вызываемого грибом E. grylli (Fres.) Nowak, проведенного в период эпизоотий в Молдавии и Краснодарском крае (1947 и 1949), установлены последовательные стадии развития гриба в теле насекомого.

2. Первые стадии развития гриба после заражения прусов не связаны с внешними симптомами. С виду здоровые насекомые при микроскопическом исследовании оказываются в значительной степени заполненными клетками развивающегося гриба.

3. Гибель пораженных прусов происходит в результате ферментативного распада клеток крови, жировой и мышечной ткани, вызываемого размножившимися мицелиальными тельцами гриба E. grylli; мицелиальные тельца являются вегетативной стадией развития гриба, проходимой в теле живых насекомых.

4. После гибели прусов начинается прорастание мицелиальных удлиненных форм гриба, дающих начало образованию конидиеносцев, которые выходят на поверхность тела насекомых в виде бархатистого налета.

5. Микроскопические исследования пораженных прусов из очагов эпизоотий показали, что образование покоящихся спор в теле насекомых является обязательным в цикле развития гриба E. grylli и рассматривается нами как биологическое приспособление, обеспечивающее сохранение вида.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт защиты растений
Ленинград

Получено 26. VI. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Видгальм И. М. О возможности заражения настоящей саранчи грибными эпидемиями и о грибной эпидемии итальянской саранчи. Тр. IV энтомол. обл. съезда представителей земств Южной России. Одесса, стр. 70, 1884.
2. Евлахова А. А. Энтомофторовые грибы и вызываемые ими заболевания насекомых. Научные труды Ин-та энтомологии и фитопатологии АН УССР, 2, 309, 1950.
3. Уваров Б. П. Саранча и кобылки. Промиздат, М.— Л., 1927.
4. Boczkowska M. Zmiany w organismie gasienicy bielinka kapustnika (Pieris brassicae L.) wskutek porażenia owadomorkiem korzonkowym (Entomophthora sphaerosperma Fres.). Roczniki nauk rolniczych i lesnych, 27, 137, 1932.
5. Goldstein B. An Empusa disease of Drosophila. Mycologia, 19, 97, 1927.
6. Goldstein B. A. cytological study of the fungus Massospora cicadina, parasitic on the 17-year cicada Magicicada septendecim. Amer. J. Bot., 16, 394, 1929.

7. Rozsypal J. Příspěvek k biologickému boji proti škůdcum obilí (nový parasit larev holùe osenee ossenniho). Sbornik československé akademie zemledelské, 24, 1, 1951.
8. Salles J. T. e. Ch. Hathoway. Nota sôbre a infestaçâo de Musca domestica L. 1758 por um Ficomiceto do gênero Empusa. Memórias Instit. Osvaldo Cruz., 41, 95, 1944.
9. Sawyer W. H. The development of Entomophthora sphaerosperma upon Rhopobota vacciniana. Ann. Bot., 47, 799, 1933.
10. Schaefer E. E. The white fungus disease (Beauveria bassiana) among red locusts in Souths Africa, and some observations on the Grey Fungus Disease (Empusa grylli). Sci-Bull. Dep. Agric. S. Afr., 160, 28, 1936.
11. Skaife S. H. The locust fungus, Empusa grylli, and its effects on its host. S. Afr. J. Sci., 22, 298, 1925.
12. Speare A. T. Massospora cicadina Peck. a fungus parasite of the periodical cicada. Micologia, 13, 72, 1921.
13. Tubeuf C. V. Empusa aulicae Reichardt und die durch diesen Pilz verursachte Krankheit der Kreferneulenraupe. Forst. naturwissensch. Z., 2, 31, 1893.
14. Ullyett G. C. and Schonken D. B. A fungus disease of Plutella maculipennis, Curt., in South Africa, with Notes on the Use of entomogenous fungi in insect control. Sci. Bull. Dep. Agr. For. S. Afr., 218, 24, 1940.
15. Weber H. Beobachtungen über die Wirkung von Empusa Weberi Lakon auf die Larve von Raphidia ophiopsis L. Z. angew. Entomol., 26, 522, 1939.

ОТВЕТ НА СТАТЬЮ Г. П. КАЛИНЫ «ЭМБРИОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕЗ МИКРОБОВ»[1]

Н. Д. Иерусалимский

Г. П. Калина счел необходимым еще раз изложить свои представления о развитии бактерий, известные уже читателям по двум его монографиям и ряду статей в периодической прессе. При этом он попытался сначала опровергнуть концепции автора настоящих строк[2], считая, повидимому, что они мешают утверждению его собственных взглядов. Хотя критика уважаемого Калины, как мне кажется, не нанесла никакого урона моим концепциям, а его теории от этого ничего не выиграли, однако все же приходится написать ответ, исходя из следующих двух соображений.

1. Автореферат диссертации был распространен в количестве всего лишь 100 экземпляров, тогда как тираж журнала «Микробиология» достигает почти 6000. Очевидно, что из 60 читателей только один сможет ознакомиться с этим авторефератом в подлиннике, а 59 вынуждены будут довольствоваться интерпретациями Калины, на мой взгляд, односторонними и неверными.

2. Разбирая статью в «Трудах», Калина весь огонь критики направляет по частным вопросам, оставляя без четкого ответа ее основные, принципиальные положения, с чем также нельзя согласиться.

Вышеупомянутая диссертация посвящена вопросу о закономерностях развития бактериальных культур. Цель ее — показать, каким образом можно управлять ростом, развитием и жизнедеятельностью этих культур. Из диссертации следует, что в несменяемой питательной среде, изменяющейся только под влиянием жизнедеятельности самих бактерий, культура проходит определенный, закономерный путь развития. И хотя микробная культура — это популяция (колония) одноклеточных особей, в которой могут разыгрываться самые разнообразные биологические процессы, однако закономерности ее развития во многом напоминают закономерности онтогенеза. Поэтому развитие непроточной культуры условно было названо «онтогенезом культуры».

Предвидя возможность недоразумений, я постарался разъяснить, чем отличается «онтогенез бактериальной культуры» от онтогенеза (жизненного цикла) бактерий в обычном понимании. Скажу еще раз об этом. Онтогенетическое развитие состоит в том, что одна форма жизненного цикла непосредственно превращается в другую, следующую за ней форму (например, вегетативная клетка — в проспору, проспора — в спору, спора — опять в клетку). Явления дегенеративной изменчивости и вымирания к нормальному жизненному циклу, конечно, не относятся. Что касается «онтогенеза» культуры, то он характеризуется постепенным изменением соотношения между различными формами, входящими в состав популяции. Различия между «онтогенезом культуры» и онтогенезом в точном смысле слова ясно видны из следующих примеров. Предположим, что культура в данный момент состоит только из покоящихся спор и из

---

[1] Микробиология, XXII, вып. 6, 1953.

[2] Автореферат докторской диссертации «Физиология развития чистых бактериальных культур», 1952, и Труды Ин-та микробиологии АН СССР, № 1, 1952.

вегетативных клеток, которые, не приступая к спорообразованию, равномерно делятся или же вымирают. При этом соотношение спор и вегетативных клеток будет постепенно изменяться. Следовательно, культура в целом будет проходить «онтогенез», хотя ни одна бактериальная особь в ней не продвигается по пути жизненного цикла, в сторону спорообразования.

Возможна и обратная картина, когда большинство бактерий в культуре изменяется, проходя путь онтогенеза (вегетативные клетки — проспоры — споры), но благодаря быстрому вегетативному размножению остальных бактерий соотношение разных форм в культуре остается почти неизменным. В данном случае культура как бы застывает на одной точке своего «онтогенеза», возрастает только общее число клеток, т. е. биомасса культуры.

И наоборот, в так называемую «стационарную фазу» культура в целом не растет (так как ее общая биомасса остается более или менее постоянной), несмотря на то, что часть бактерий в этот период не прекращает роста и размножения. Но даваемый ими прирост компенсируется вымиранием другой части бактерий.

Можно еще указать, что характер обмена веществ и ход развития культуры зависят от тех сдвигов величин pH и Eh, концентрации питательных веществ и прочих изменений, которые происходят в окружающей среде под влиянием жизнедеятельностей всей культуры в целом. Одиночные клетки не могут произвести в среде сколько-нибудь заметных изменений, а поэтому условия их жизни в изолированном виде и в культуре коренным образом различаются. Не имея возможности вдаваться в эту область дальше, процитирую лишь соответствующий вывод автореферата: «таким образом, культура развивается как целостная система, построенная на взаимодействии между клетками и средой».

Не спорю, может быть, выражение «онтогенез культуры» неудачно и его лучше было бы заменить каким-нибудь другим термином. Однако отличие этого понятия от онтогенеза бактерий в обычном смысле слова совершенно очевидно. Но это не помешало Калине утверждать (стр. 723), будто бы разницу между указанными понятиями «Иерусалимский... видит л и ш ь в т о м, ч т о далеко не все особи в бактериальной культуре успевают пройти весь свой нормальный цикл развития». В связи с этим мой критик резюмирует: «евда ли эта разница принципиальна». Надо заметить, что здесь с его стороны имеет место не только непонимание, но и искажение моей мысли. В действительности подчеркнутое выше выражение «л и ш ь в т о м, ч т о»... в автореферате отсутствует. Вместо него стоит: «х о т я б ы у ж е п о т о м у, ч т о»..., после чего излагается целый ряд других принципиальных различий между «онтогенезом культуры» и просто онтогенезом.

Столь же неточная интерпретация моих представлений наблюдается и в дальнейшем. Например, по поводу хода «онтогенеза культуры» Калина пишет (стр. 724): «на протяжении всего этого п е р и о д а р о с т а к у л ь т у р ы наблюдаются с м е н ы б и о л о г и ч е с к и х п р о ц е с с о в, которые и расцениваются Иерусалимским как смены с т а д и й р а з в и т и я» (подчеркнуто везде мной.— *Н. И.*). Между тем я никогда не ставил знака равенства между «онтогенезом культуры» и «периодом роста», который является лишь частью первого; я не говорил о каких-то неопределенных «биологических процессах»; я не мог приписывать «стадий развития» культуре, т. е. популяции, потому что стадии развития (в смысле теории Т. Д. Лысенко) представляют собой этапы развития индивидуума, характеризующиеся изменением его потребностей в условиях среды.

Следует, кстати, заметить, что неоднозначное употребление термина «стадия» нередко ведет к путанице и недоразумениям. Полузабытые ныне теории циклогении приписывали бактериям невидимую, кокковую, половую, бациллярную и многие другие фазы жизненного цикла, причем утверждали, что появление этих фаз не связано с определенными условиями

внешней среды. Не поняв идеалистического смысла этих теорий, отрывающих организм от необходимых ему условий среды, некоторые микробиологи переименовали «фазы» в «стадии» и стали на этом основании считать себя истинными мичуринцами. Пример их вряд ли заслуживает подражания.

Не нравится Калине и выражение «эмбриональный период развития культуры». Напомню, что смысл этого периода заключается, во-первых, в приспособлении засеянных бактерий к окружающей среде, включая сюда их физиологическую адаптивную перестройку, прорастание покоящихся форм и отмирание клеток, не способных почему-либо адаптироваться; во-вторых, в том, что под влиянием жизнедеятельности бактерий состав среды становится более благоприятным для их дальнейшего развития. Ясно, что при вполне благоприятных условиях и молодом посевном материале этот период может отсутствовать, что известно уже около 40 лет. Но значит ли это (стр. 725), что «Иерусалимский допускает особую форму онтогенеза без эмбрионального периода... вступает в конфликт с общепринятыми представлениями... полностью разрушает им же самим созданную систему онтогенеза микробной культуры»? Ведь речь у меня идет не об онтогенезе в точном смысле слова, а об «онтогенезе культуры». Ну а если бы «эмбриональный период развития культуры» заменить каким-нибудь другим названием, например «начальный период развития культуры»? Дело от этого не изменится, а критику сказать будет нечего.

Кроме того, следует заметить, что, вопреки мнению Калины, «особая форма онтогенеза без эмбрионального периода» все же существует, и не только у бактериальных культур, но и у настоящих организмов: «жизнь у растений начинается сызнова (с повторением этапов стадий) тогда, когда растение начинается с семечка. Если же размножение ведется черенками, клубнями и т. д., то в этих случаях жизнь организмов не начинается сызнова. Она есть, в прямом виде, продолжение жизни предыдущего организма, вернее, той клеточной ткани, которая взята для размножения» [3]. Не напоминает ли эта цитата моему критику его собственные слова (которыми он думает меня опровергнуть, но под которыми я готов полностью подписаться): «взрослые клеточные формы, перенесенные в свежую питательную среду, продолжают онтогенез старой культуры... Совершенно ясно, что в данном случае мы имеем дело с кажущимся началом онтогенеза, являющимся фактически продолжением развития..., осуществлявшегося в культуре, из которой был сделан пересев» (стр. 726). Таким образом, ни о каком разрушении «системы онтогенеза микробной культуры» пока говорить не приходится.

Не мало усилий тратит Калина и для опровержения моего тезиса о том, что в природных условиях большинство микроорганизмов ведет микроколониальный образ жизни. Не буду отводить его возражения, имеющие априорный характер и нередко высказываемые в предположительной форме: «едва ли можно предполагать...», «трудно допустить...», «едва ли возможно...», «думается, что...» и т. д. (стр. 724—725). Вместо этого напомню о следующих двух обстоятельствах:

1) как всем известно, в микробных культурах на несменяемой питательной среде могут появляться формы нормального жизненного цикла;

2) с другой стороны, мичуринская биология учит, что появление форм нормального жизненного цикла возможно лишь при условиях среды, отвечающих естественным потребностям организма.

Из этих двух предпосылок следует логический вывод: правильно подобранные условия непроточных лабораторных культур могут в какой-то степени воспроизводить условия жизни бактерий в естественной природной обстановке. После этого из фразы на стр. 725 в статье Калины при-

[3] Т. Д. Лысенко, Агробиология, стр. 291, 1948.

дется откинуть оговорку «допустим, однако, что...» и оставить остальную, утвердительную часть этой фразы: «основная предпосылка Иерусалимского правильна, и данные по изучению поведения микробов в условиях искусственной среды можно с известным приближением перенести на обычный, присущий им образ жизни». Ни на чем большем я и не настаивал.

Заслуживают возражения и некоторые другие высказывания Калины. Так, например, он ставит вопрос, «можно ли считать спору эмбриональным периодом онтогенеза», и утверждает, что «биологические требования споры и вегетативной формы к условиям внешней среды практически одинаковы» (стр. 726). Но и так вполне ясно, что спору, морфологическое образование, никак нельзя назвать п е р и о д о м. В жизни споры существуют по меньшей мере три периода: период ее формирования, период пребывания в покоящемся состоянии и период прорастания. Ясно также, что «биологические требования споры» в каждый из этих трех периодов в корне различаются.

Не будем, однако, касаться всех спорных моментов. Достаточно отметить, что критика Калины моего автореферата в значительной степени основана на недопонимании имеющихся в нем положений. Повидимому, это связано с тем, что передать содержание диссертации с достаточной ясностью в кратком автореферате было невозможно. Надеюсь, что после данных теперь разъяснений недоразумения можно считать исчерпанными.

Перейдем к статье в «Трудах Института микробиологии», посвященной критическому разбору понятия об онтогенезе в микробиологии. Основная мысль статьи состоит в следующем: все онтогенезы, как бы они ни были разнообразны по внешнему проявлению и каким бы организмам они ни принадлежали, могут протекать не при любых, а только при вполне определенных внешних условиях, причем для каждой стадии (этапа) онтогенеза требуются свои особые внешние условия. Необходимые для развития организма условия — это условия, отвечающие его наследственным потребностям, сложившимся в процессе эволюционного развития в естественной среде обитания. В ряде случаев эти необходимые условия среды удается воспроизвести и в эксперименте. В этих случаях у культивируемых в лаборатории микроорганизмов будет происходить нормальное онтогенетическое развитие. Слепо копировать всю природную обстановку и воспроизводить условия, не имеющие существенного значения для развития микробов, конечно, нет никакой необходимости.

Из этих основных положений вытекает вывод о том, как можно разграничить явления онтогенеза микроорганизмов от всех иных явлений, которые иногда неосновательно причисляются к онтогенезу (как морфофизиологические реакции на внешние воздействия, патологические изменения, регенерационные процессы, наследственная изменчивость и пр.). Для этого необходимо, во-первых, проанализировать физиологические потребности микроба на каждой стадии его развития; во-вторых, необходимо сопоставить их с образом жизни микроба в характерной для него естественной обстановке и с теми экологическими условиями, к которым он приспособлен. Нормальный онтогенез может происходить только при найденных таким путем условиях, отвечающих естественным физиологическим потребностям микроорганизмов. Все иные превращения к жизненному циклу не относятся. И пока указанные исследования не выполнены, до тех пор не могут рассеяться сомнения, относится ли та или иная форма, тот или иной процесс к нормальному жизненному циклу или же не относится.

Нечего и говорить, как были бы ценны всякие критические замечания по поводу только что изложенных основных положений моей работы. Однако Г. П. Калина не дает прямого ответа о своем согласии или несогласии с ними. Все усилия он направляет на то, чтобы показать недо-

оценку мной предклеточного этапа в онтогенезе бактерий. По мнению Калины, онтогенез последних обязательно начинается с доклеточного живого вещества — «гимноплазмы», которая переходит в зернистую стадию, а эта последняя — во взрослые клеточные формы (на промежуточных этапах превращений я для простоты не останавливаюсь). При этом «возникновение клеточных форм из доклеточного живого вещества в условиях искусственной питательной среды — процесс, осуществляющийся с большим трудом» (стр. 727). Для этого необходимо длительное время и многочисленные пересевы через большое число питательных сред (стр. 728).

Надо заметить, что весь этот вымученный переход от доклеточных форм к клеточным мало похож на нормальное онтогенетическое развитие. Достаточно вспомнить, с какой неудержимостью развивается животный эмбрион в теле матери, с какой настойчивостью пробиваются зеленые ростки сквозь почву, как трудно бывает предохранить пищевые продукты от развития в них плесеней и бактерий. Впрочем, трудность превращения доклеточного живого вещества в микробные клетки еще не дает права отрицать, что «гимноплазма» и зернистая стадия являются закономерными, обязательными этапами микробного онтогенеза: трудность эту можно объяснить и тем, что условия культивирования не отвечают естественным физиологическим потребностям микроорганизмов. Ведь Калина признается, что дает «пока лишь морфологическое отражение онтогенеза»; он не возражает, «что смена морфологических этапов осуществляется на базе разнокачественных требований, предъявляемых отдельными стадиями развития к условиям внешней среды» (стр. 729).

Казалось бы, из этих слов надо сделать естественный вывод: согласиться с положениями моей статьи в «Трудах Института микробиологии» и призвать к внимательному изучению естественных физиологических потребностей бактерий, удовлетворение которых обеспечит легкий переход от доклеточного живого вещества к зернистой фазе и от этой последней ко взрослым бактериальным клеткам. Добившись таким путем закономерного осуществления указанных превращений, можно будет с уверенностью считать их онтогенезом, а не явлениями другого рода (как, например, регенерация, «модификационная изменчивость» и пр.).

Но Калина такого вывода не делает. Более того, по некоторым его косвенным высказываниям можно понять, что он и не признает решающего значения условий среды при прохождении стадий развития. Так, на стр. 726 он пишет о том, что доклеточные формы образуются в результате автолитического распада старых микробных клеток, причем физиологическое старение клеток может происходить и в молодых культурах. Образовавшиеся доклеточные формы могут регенерироваться в предклеточные и клеточные формы в той же самой культуре, без обновления среды. Таким образом, образование доклеточных форм и обратное превращение последних во взрослые клетки осуществляются, по его словам, при одних и тех же внешних условиях, а следовательно, автономно от этих условий.

Пусть же после этого беспристрастный читатель сам ответит на вопрос, который ставит перед ним Г. П. Калина в конце своей работы (стр. 729): «отражает ли предлагаемая нами (т. е. Калиной — *Н. И.*) схема онтогенеза и эмбриогенеза стадийное развитие микробов в понимании Т. Д. Лысенко?»

Институт микробиологии
Академии наук СССР
Москва

Получено 25. XII. 1953 г.

О ТЕРМИНОЛОГИИ В ТРУДАХ ПО МИКОРИЗЕ

Б. П. Васильков

В связи с работами по полезащитному лесоразведению в степи большое значение приобрел вопрос о значении микоризы, т. е. сожительства высшего растения, в частности древесной породы, со шляпочным грибом (или несколькими грибами?). В настоящее время этому вопросу посвящено много трудов. В данном случае нас интересует вопрос не о микоризе по существу, а лишь терминология — употребление, использование и значение тех или иных специальных терминов в отношении микоризы.

Терминология в науке и практике имеет большое значение для правильного и вполне определенного понимания одного и того же явления или предмета всеми лицами, имеющими какое-нибудь касательство к этому предмету или явлению. Термин «микориза» — грибокорень — впервые был предложен Франком (Franck) в 1883 г. для обозначения тех образований, в которых осуществляется сожительство корня высшего растения с грибом. Вместе с этим позднее стали так называть и самое явление данного своеобразного сожительства, где бы оно ни осуществлялось — в корне, в стебле, в семени и т. д.

В настоящее время у нас некоторые из авторов стали применять этот термин и в других значениях, вследствие чего появилась путаница в понятиях.

Так, например, приходится встречать в статьях и слышать в докладах такие выражения: «заражение корней микоризой», «с внесением микоризы возрастает степень заражения», «приживаемость микоризы на корнях», «дубки, не получившие микоризу», «чистая культура микоризы», «общепринятой методики разведения микориз пока не имеется», «заражение корневой системы дуба микоризой». Конечно, во всех этих случаях надо было говорить не о микоризе, а о микоризообразущем грибе. Вместо выражений «микоризность почвы», следовало бы говорить о наличии в почве микоризообразующих грибов; а вместо — «обработка желудей микоризой» — обработка желудей землей из-под дубрав или чистой культурой грибов. Кроме того, появились даже такие, совсем уже нелепые, выражения, как: «изучение микориз на корнях и в почве», «микориза обладает способностью усваивать азот из атмосферы, взамен чего грибы получают от дерева ...безазотистые органические вещества корневых выделений».

Приведенных примеров достаточно, чтобы судить о неблагополучии в данном направлении. Во избежание дальнейшей путаницы авторам и исследователям необходимо обратить больше внимания на правильное употребление соответствующих терминов.

Микоризой следует называть, как это сложилось уже исторически, только те образования, в которых осуществляется указанное сожительство высшего растения с грибом, локализованное чаще всего в тканях корня высшего растения, а у некоторых растений также в тканях стебля, семени и т. д. Самое явление такого сожительства можно, пожалуй, тоже называть микоризой, но лучше микоризным сожительством (симбиозом) по аналогии с сожительством (симбиозом) лишайниковым. Затем, если рассматривать грибы по характеру их питания, то Мелин (Melin, 1925) данную группу грибов, образующих микоризу, предложил называть, в

противоположность паразитам и сапрофитам, грибами «симбиофильными». Но нам кажется, что этот термин «симбиофильные» надо удержать в качестве общего и для грибов, образующих микоризу и осуществляющих симбиоз в лишайниках. Что же касается грибов первой группы в отдельности, то их лучше называть микоризообразующими или, для краткости, микоризными. Далее, характер питания высшего растения при помощи гриба следует называть микотрофным, как это в свое время предложил еще В. Р. Вильямс, а не микоризным, как это иногда можно слышать теперь. Хотя в выражении «микотрофное питание» и имеется частично тавтология, но она имеется также и в выражениях «автотрофное» и «гетеротрофное питание», которые, однако, уже прочно вошли в научную литературу.

Наконец, о таких терминах, как «микоризация» и «микоризная земля», возникших у нас в последнее время. Первый термин обозначает внесение в почву или в посевной материал соответствующих зачатков микоризообразующих грибов, чтобы в будущем у сеянцев образовалась микориза, а второй — обозначает землю, взятую из-под старых насаждений или из питомников, которая содержит вышеуказанные зачатки. Оба эти термина не передают точно вкладываемое в них содержание, но они уже так сложились в практике степного лесоразведения и понимаются всеми исследователями и практиками в одном определенном смысле. Ввиду этого, пожалуй, их было бы целесообразнее принять. Некоторые авторы употребляют их в кавычках, но в дальнейшем, если они (термины) удержатся, то их можно употреблять и без кавычек. Все зависит от того, нужны ли будут они в дальнейшем — будет ли признана необходимость внесения зачатков микоризообразующих грибов при разведении леса вообще.

Получено 21. XII. 1953 г.

К ДИСКУССИИ ПО ПРОБЛЕМЕ НЕКЛЕТОЧНЫХ ФОРМ ЖИЗНИ У МИКРООРГАНИЗМОВ

Проблема неклеточных форм жизни является одной из важнейших проблем современной биологии. Значение этой проблемы обусловлено тем, что с ней тесно связано решение ряда основных вопросов биологии, как то: происхождение жизни, возможные формы существования живого, происхождение клетки, развитие, изменчивость и видообразование организмов и др.

Работы советских ученых о развитии клеточных форм из клеточно-неорганизованного живого вещества открыли большие перспективы для многих разделов биологии, в том числе и микробиологии.

Этим объясняется то, что за последние годы у нас в стране значительно возрос интерес к вопросам, связанным с проблемой неклеточных форм жизни, и расширились исследования в этом направлении в институтах Отделения биологических наук АН СССР, в Академии медицинских наук и в других научных учреждениях.

Проблеме развития клеточных и неклеточных форм жизни был посвящен ряд специальных совещаний и конференций: совещание при Отделении биологических наук АН СССР (май 1950 г.), конференция, созванная Академией медицинских наук и Отделением биологических наук АН СССР (апрель 1952 г.), конференция Отделения биологических наук АН СССР (май 1953).

Значительный интерес эта проблема вызвала и среди неспециалистов, чем объясняется появление на страницах общей печати многих статей, освещающих те или иные стороны проблемы неклеточных форм жизни и их роли в биологии.

Особое значение проблема неклеточных форм жизни имеет для микробиологии — науки, непосредственно связанной с изучением простейших форм жизни, среди которых многие не имеют клеточного строения.

Редакция журнала «Микробиология», открывая дискуссию по вопросу о неклеточных формах жизни, ставила перед собой задачу подвергнуть в первую очередь широкому обсуждению следующие вопросы: природа фильтрующихся форм микробов, природа вирусов и фагов, связь их с бактериями и между собой, возможные пути их происхождения и эволюции, биологическое значение неклеточных форм.

Как известно, вопрос о природе фильтрующихся форм, вирусов и фагов является спорным с первых же дней их открытия.

В СССР и за рубежом на страницах специальной печати и на конференциях неоднократно приводились дискуссии по данной проблеме.

Для редакции было совершенно очевидно, что на современном уровне знаний добиться единой трактовки всех сложных сторон этой проблемы не только трудно, но и невозможно. И действительно, в опубликованных в журнале в связи с дискуссией десяти статьях затронуто много важных, но еще не решенных вопросов.

Сама констатация спорности и нерешенности того или иного вопроса является полезной постольку, поскольку этим выделяются те разделы, которые наиболее нуждаются в дальнейшей экспериментальной разработке. И в этом следует видеть одну из положительных сторон дискуссии.

Вместе с тем стало очевидно, что по ряду других вопросов у советских микробиологов намечаются единые точки зрения.

Благодаря многочисленным исследованиям советских микробиологов в настоящее время вопрос о существовании у микроорганизмов фильтрующихся форм уже не вызывает никакого сомнения. Факт образования этих форм у многих сапрофитных и патогенных микробов описан многими исследователями.

Обнаружение фильтрующихся форм бактерий в воздухе, воде и почве говорит о широком распространении этой формы существования микроорганизмов.

Сам по себе факт наличия у микробов фильтрующихся форм имеет большое общебиологическое значение. Он говорит о том, что бактериальные клетки при определенных условиях существования могут образовывать живые фильтрующиеся формы, из которых могут снова возникнуть бактериальные клетки. Этим, следовательно, подтверждается важное для биологии положение о возможности развития клетки из вещества, не имеющего клеточного строения.

Большинство исследователей, непосредственно работавших с фильтрующимися формами, отмечают, что возникновение их в культуре, если не всегда, то в ряде случаев, может быть связано с насильственным распадом бактериальной клетки в результате воздействия на нее разнообразнейших естественных и искусственных факторов.

Так, например, фильтрующиеся формы возникают в результате растирания бактериальных клеток, повторного замораживания и оттаивания их, воздействия бактериофага, антибиотиков, иммунных сывороток, при старении культуры и т. д.

Многими исследователями описан процесс развития фильтрующихся форм в исходную культуру. Установлено, что не все частицы, образовавшиеся в результате распада микробной клетки, способны регенерировать и что регенерирует лишь незначительная часть их.

При развитии фильтрующихся форм в бактериальную клетку исходная форма, как правило, сразу не появляется. На первых этапах регенерации образуются культуры, которые резко отличаются от исходной по своим морфологическим, культуральным, физиологическим и серологическим свойствам, а у патогенных форм и по вирулентности.

При завершении процесса регенерации фильтрующихся форм образуются не только формы, идентичные исходной, но иногда появляются формы, которые по своим свойствам должны быть отнесены к представителям других видов.

Следовательно, при регенерации фильтрующихся форм в исходную форму они проходят ряд отличных друг от друга превращений (так называемые зернистая форма, кокковая, бациллярная) и эти превращения описаны рядом исследователей. Но до сих пор остается открытым вопрос о том, как рассматривать эти этапы развития и каково их биологическое значение.

Как известно, мнения микробиологов по этому вопросу резко расходятся.

Одни исследователи (В. А. Крестовникова, Г. П. Калина и др.) рассматривают эти этапы как нормальные стадии онтогенеза бактериальной клетки. Другие (В. Д. Тимаков, С. Н. Муромцев, А. С. Кривиский и др.) считают, что фильтрующиеся формы не являются нормальной стадией развития бактерий и что их следует рассматривать как регенеративные формы, возникающие при неблагоприятных условиях и имеющие приспособительное значение.

Располагаем ли мы сейчас достаточными данными для того, чтобы со всей категоричностью ответить на вопрос о биологической сущности фильтрующихся форм?

Являются ли фильтрующиеся формы и формы, возникающие в про-

цессе их регенерации (зернистая, кокковая, бациллярная) обязательными стадиями нормального онтогенетического развития микробов?

Достоверных данных по этому вопросу мы, к сожалению, пока не имеем.

Очевидно, что у микроорганизмов, как и у других организмов, существуют разнокачественные этапы индивидуального развития, требующие определенных условий для своего формирования.

Однако приходится констатировать, что вопрос о стадийности развития у микроорганизмов является одной из наименее изученных областей микробиологии. До сих пор у микробиологов нет еще полной ясности в трактовке понятия стадийности применительно к микроорганизмам.

Исследователи не всегда четко разграничивают изменения, связанные с прохождением цикла индивидуального развития от разных типов изменчивости (регенерации, полиморфизма, образования патологических форм, наследственной изменчивости и др.). В ряде случаев не так-то легко бывает решить вопрос о том, к чему отнести наблюдаемые формы микробов — к возрастным или регенеративным изменениям.

Необходимо отметить, что, согласно мичуринской теории, для прохождения каждой стадии развития организму необходимы определенные условия среды, отвечающие его природным потребностям, сложившимся в процессе эволюции.

С этой точки зрения трудно применить понятие стадийности к фильтрующимся формам. Нерегулярность появления фильтрующихся форм, возникновение их в неблагоприятных условиях существования микробов, когда под влиянием разнообразных факторов нарушается целостность клетки, причем большинство образующихся при этом частиц нежизнеспособно, а также то обстоятельство, что при полной регенерации фильтрующихся форм часто возникают клетки с измененной наследственностью,— все это говорит скорее о том, что фильтрующиеся формы следует рассматривать как особые формы возможного существования микробов, имеющие приспособительное значение.

Особое место занимает вопрос о генетической связи между фильтрующимися формами, с одной стороны, и вирусами и бактериофагами,— с другой.

В то время как наличие генетической связи между фильтрующимися формами и бактериями бесспорно, в настоящее время пока нет никаких оснований утверждать о наличии такой же связи между фильтрующимися формами и вирусами и фагами. Убедительных доказательств о переходе фильтрующихся форм в вирусы и в фаги пока еще никто не представил.

Фильтрующиеся формы бактерий и вирусы — явления разного порядка. Между ними имеется принципиальное различие.

Фильтрующиеся формы, даже независимо от того, какой точки зрения придерживаться относительно их биологического значения (стадия ли развития или регенеративные формы), являются особой формой возможного существования бактерий.

Если фильтрующиеся формы бактерий являются только этапом, и то не всегда обязательным, в развитии бактериальной клетки, то для вирусов неклеточная форма является основной формой существования.

Вирусы обладают совершенно другими свойствами, чем фильтрующиеся формы. Они представляют собою качественно отличную форму, которая находится на другой ступени организации, чем фильтрующиеся формы.

Поэтому вирусы должны рассматриваться как особая, самостоятельная группа живых существ.

Открытие Ивановским вирусов явилось доказательством существования особого мира микроскопических живых существ, более просто организованных, чем бактерии.

Вопрос о природе вирусов и фагов является не менее спорным, чем вопрос о природе фильтрующихся форм. Однако в то время, когда живая природа фильтрующихся форм не вызывает сомнений, этого до сих пор еще нельзя сказать по отношению к фагам и некоторым вирусам.

Все же следует отметить, что точка зрения на вирусы и фаги как на особые химические вещества неживой природы, возникающие в организме в результате нарушения обмена веществ, все меньше и меньше находит себе сторонников как у нас, так и за рубежом.

Не случайно, что никто из сторонников неживой природы вирусов и фагов не принял участия ни в одной из многочисленных дискуссий, проведенных у нас за последние годы по вопросам неклеточных форм жизни.

В то же время дискуссия показала, что сторонники живой природы вирусов и фагов все еще резко расходятся между собой в трактовке вопроса о происхождении вирусов и фагов, а также по вопросу об их связи с бактериями.

Остановимся вначале на существующих точках зрения о происхождении вирусов. Одни считают, что вирусы произошли от бактерий и являются деградировавшими потомками их. По мнению сторонников этой точки зрения, некоторые бактерии в результате длительного паразитического образа жизни утратили свою структуру, утратили ряд своих ферментных систем и приспособились к внутриклеточному существованию за счет обмена веществ клеток хозяина.

Другие авторы считают, что вирусы произошли от первоначальных доклеточных форм живых существ, которые приспособились вначале к паразитированию в организме простейших животных и растений и в дальнейшем эволюционировали вместе со своими хозяевами. В процессе своей эволюции они могли вторично приспособиться к организму новых хозяев.

Необходимо отметить, что пока нет ни одного более или менее достоверного факта, который подтвердил бы правильность той или иной точки зрения на происхождение вирусов.

Несомненно, что упрощение организации при паразитическом образе жизни нередко имеет место. Но в то же время нельзя согласиться с тем, что упрощение организации в результате паразитизма является основным направлением в эволюции столь разнородной группы живых существ, какой являются вирусы. То, что вирусы представляют собой весьма разнородную группу живых существ, является очевидным фактом. С одной стороны, эта группа включает в себя сравнительно просто организованные и однородные по своему химическому составу вирусы, которым нельзя приписать протоплазматическую структуру, как, например, вирусы типа вируса табачной мозаики, а, с другой стороны, имеются вирусы, значительно сложнее организованные, которые по своему строению приближаются к протопластам (вирусы типа возбудителя пситтакоза).

Поэтому правильнее будет допустить, что происхождение вирусов многообразное.

В настоящее время имеется слишком мало фактического материала о ранних стадиях эволюции вирусов. Ставя этот вопрос, приходится оперировать больше предположениями и догадками, чем экспериментальными данными.

Однако при построении рабочих гипотез необходимо отдавать предпочтение тем, которые в той или иной мере могут способствовать разрешению вопроса. Очевидно, что эти гипотезы должны соответствовать современному уровню наших знаний и строиться на основе диалектико-материалистической методологии.

Согласно диалектико-материалистическим представлениям о развитии живой природы, клеточные организмы являются продуктом длительной эволюции живых существ, имевших неклеточное строение и в свою очередь возникших из неживой материи.

Современным представлениям о происхождении и развитии жизни на земле более соответствуют предположения, что бактерии, повидимому, появились значительно позже первичных свободно-живущих вирусов и что последние произошли от еще более примитивных организмов, не имеющих клеточного строения. В настоящее время неизвестны такие формы, которые можно было с достаточным основанием считать переходными между микробами и вирусами. Поэтому правильнее рассматривать вирусы как самостоятельную ветвь, развившуюся непосредственно из первичных форм жизни.

Существуют еще теории о спонтанном происхождении вирусов из тканей многоклеточных организмов и фагов из клеток бактерий в результате нарушения обмена веществ. Однако эти теории не имеют пока под собой никаких серьезных оснований.

Совершенно антинаучными и не подкрепленными никакими фактическими данными являются утверждения некоторых зарубежных авторов о спонтанном происхождении вирусов и фагов в результате тех или иных пертурбаций в мифических «генах».

Многие авторы считают, что вирусы и фаги являются стадиями развития определенных бактерий. Превращения вирусов и фагов в бактериальную клетку и обратно, по мнению этих авторов, осуществляются с необычайной легкостью.

Возникает весьма серьезный вопрос: может ли вирус превратиться в бактериальную клетку? Следует отметить, что пока мы не знаем ни одного безупречно доказанного случая такого превращения.

Точно так же пока нет никаких достоверных данных, показывающих, что бактериофаги являются стадией развития бактерий. Да и вообще странно допустить возможность существования стадии онтогенеза, которая ведет к уничтожению своего же вида. Это положение биологически не обосновано.

Из всех имеющихся в настоящее время предположений о природе фагов самой приемлемой и отвечающей последним данным об их свойствах является точка зрения на фаг как на внутриклеточный паразит экзогенного происхождения, находящийся в антагонистических отношениях с бактериальной клеткой.

Необходимо особо подчеркнуть, что экспериментальные работы, которые якобы показывают возможность переходов вирусов и фагов в бактерии и обратно, не всегда проводятся на должном уровне. Эти эксперименты, как правило, не повторимы в руках других исследователей и в них, вместо безукоризненно выполненных экспериментальных доказательств, зачастую приводятся чисто декларативные утверждения.

В развернувшейся дискуссии о неклеточных формах жизни у микроорганизмов большое внимание было уделено систематике вирусов. Этому вопросу были посвящены три статьи: В. Л. Рыжкова, В. М. Жданова, Ш. Д. Мошковского. Исходя из того, что вирусы являются продуктом исторического развития, все указанные авторы вполне обоснованно предлагают систематику вирусов строить на филогенетическом принципе.

Создание советской систематики вирусов является насущной задачей, так как предложенные зарубежными учеными, в частности Холмсом, системы вирусов страдают рядом существенных недочетов.

Вирусы, как уже указывалось выше, представляют собой весьма неоднородную группу. Не все группы вирусов одинаково хорошо изучены. Это создает большие трудности для систематики вирусов, которая, будучи ограничена современным уровнем знаний о вирусах, вынуждена многое строить, основываясь на гипотезах.

Целесообразно ли деление вирусов по хозяевам на три группы: 1) вирусы человека и животных, 2) вирусы растений и 3) вирусы бактерий (фаги)?

Нам кажется, что на данном этапе наших знаний о вирусах это под-

разделение целесообразно, особенно оно важно с практической точки зрения. Изучение вирусов безусловно должно быть связано с изучением условий их жизни в организме хозяев. Чем теснее будет эта связь, тем плодотворнее будут результаты.

Однако не следует забывать и некоторую условность этого подразделения. Так, например, установлено, что вирусы растений способны размножаться в организме насекомых-переносчиков.

Необходимо дальнейшее глубокое изучение природы различных вирусов, необходимо дальнейшее накопление фактических данных, в особенности в области направленной изменчивости вирусов и фагов и выявления родства между отдельными группами и видами вирусов.

Несомненно, что в результате дальнейшего всестороннего изучения вирусов и обобщения накопленного материала на основе диалектико-материалистического представления о развитии жизни появится общепринятая систематика всех вирусов.

Несмотря на то что за последние годы советскими микробиологами проделана большая работа в области изучения неклеточных форм у микроорганизмов, все же следует признать, как это вполне правильно отмечено в резолюции «Конференции по итогам и перспективам работ по изучению неклеточных форм живого вещества» (май 1953 г.[1]), что много еще осталось в этой проблеме невыясненного и нуждающегося в дальнейшей экспериментальной разработке.

Одной из основных задач, которые ставила перед собой редакция журнала «Микробиология», открывая дискуссию по проблеме неклеточных форм жизни у микробов, являлось выявление тех вопросов, которые остаются спорными, с тем чтобы направить внимание исследователей на быстрейшее разрешение их.

Среди актуальных вопросов, стоящих перед микробиологами и вирусологами и требующих своего разрешения, необходимо отметить следующие:

1) дальнейшее углубленное изучение морфологии и физиологии фильтрующихся форм бактерий, выяснение условий их образования и последующего развития до микробной клетки, выяснение роли их в изменчивости и видообразовании; внесение ясности в вопрос о биологическом значении этих форм;

2) всестороннее с привлечением современных методов изучение обмена веществ у вирусов и фагов и способов их воспроизведения в теле организма-хозяина, выяснение природы кристаллических вирусов;

3) изучение связи патогенных и фитопатогенных вирусов с сопутствующими им микробами, т. е. с так называемыми микробами-спутниками;

4) углубленное изучение до сих пор мало изученной группы фильтруемых микробов (цистоцет и др.).

Особое внимание должно быть уделено усовершенствованию методик исследований неклеточных форм жизни и накоплению безукоризненных экспериментальных данных.

В заключение редакция журнала «Микробиология» считает необходимым остановиться на некоторых недочетах, допущенных при проведении дискуссии.

Основным недостатком является то, что редакции не удалось привлечь к участию в дискуссии широкие массы микробиологов, непосредственно работающих в этой области.

Существенным недостатком дискуссии является также и то, что в большинстве опубликованных статей мало приводилось конкретного экспериментального материала в обоснование развиваемых авторами положений.

---

[1] См. журнал «Микробиология», XXII, 629, 1953.

В некоторых статьях отдельные стороны дискуссии приняли не совсем нормальный характер. В данном случае к месту указать, что, к сожалению, у нас еще встречаются авторы, которые зачастую злоупотребляют применением весьма ответственного утверждения о том, что то или иное положение, которого придерживается противная сторона, «не может удовлетворить советского ученого».

Так, в своей статье А. С. Кривиский указал, что «гипотеза стадийного развития микробов в том ее виде, в каком она предлагается Калиной, Крестовниковой, Утенковым, не может удовлетворить советского микробиолога». Это вызвало вполне справедливое возражение со стороны Г. П. Калины.

Однако Г. П. Калина в своей статье позволил себе применение не менее недопустимых утверждений. Он пишет: «Но, надо надеяться, широкие массы прогрессивно настроенных советских микробиологов, принявшие учение Мичурина — Лысенко не формально, а по существу, едва ли согласятся с доводами Кривиского».

Следует отметить, что ошибку допустили оба автора, а также редакция журнала, которая в свое время не исправила их.

Дело в том, что имеются положения, явно неприемлемые для любого советского ученого, например мальтузианство, теория убывающего плодородия, геноцид и др.

Но есть вопросы дискуссионного порядка, вопросы, требующие своего разрешения. К ним относятся многие спорные вопросы, связанные с трактовкой биологического значения фильтрующихся форм микробов, и др.

По этим, а также и другим спорным вопросам необходима острая и принципиальная критика, которая, однако, ничего общего не имеет с приклеиванием «ярлыков» своим оппонентам.

Можно оставаться вполне советским ученым и быть весьма прогрессивно настроенным и при этом разделять или не разделять точку зрения Кривиского или Калины на стадийность развития у микроорганизмов или на биологическое значение фильтрующихся форм.

Редакция

ОТ РЕДАКЦИИ

Когда дискуссия была закончена, в редакцию поступили письма от. В. А. Крестовниковой и Л. И. Фалькович, содержащие ряд замечаний и возражений по отдельным высказываниям Жуматова в статье его, помещенной в т. XXII, в. 5, 1953 г., и письмо В. Л. Рыжкова, содержащее ряд замечаний к статье В. М. Жданова, помещенной в т. XXII, вып. 5, 1953 г.

Редакция сочла нецелесообразным опубликование этих писем, так как это привело бы к повторному открытию дискуссии, однако считает необходимым сообщить некоторые данные из этих писем, носящие характер справки.

1. Л. И. Фалькович не является сотрудником лаборатории проф. В. А. Крестовниковой.

2. Л. И. Фалькович сообщает, что она и ее сотрудники не высказывали никаких предположений об этиологическом значении выделенной ими фильтрующей формы стрептококка и что микрокультура «ск» выделена не ею, а другим автором и что она к этой культуре никакого отношения не имеет.

3. В. Л. Рыжков просит отметить, что вирусы трансмиссивных энцефалитов группы желтой лихорадки и геморрагических лихорадок объединены им в классе Arthropodophilae еще в 1950 г. и что теперь (1953 г.) это объединение принимается В. М. Ждановым в его порядке Arthropodophiliales.

ПРОБЛЕМА МИКОРИЗЫ И ЕЕ ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

(Обзор литературы, опубликованной за период с 1949 по 1953 г. включительно)

Ю. М. Возняковская

Впервые на значение микоризы для практики лесоразведения в степных районах указал Высоцкий (1902). В последующие годы в России этому вопросу уделялось внимание, в основном, лесоводами, которые изучали распространение микоризы, ее наличие на различных древесных породах, внешний вид и типы микориз, значение почвенных условий в формировании микориз и т. п. Вопросы, связанные с изучением микоризы до 1950 г. как у нас, так и за рубежом, весьма полно и обстоятельно освещены в статьях обзорного характера Лобанова (1949), Мишустина и Пушкинской (1949), Ванина (1949), Мишустина (1950), Мишустина (1951), Ванина и Власова (1952), Бьоркман (Björkman) (1951), сводном реферате шведских работ [1] (1950), в монографии Келли (1952).

В этих статьях, кроме подведения итогов работы по микоризе, намечены те задачи, которые подлежат изучению в связи с насущными потребностями практики лесоразведения. К таким задачам отнесены — изучение грибов микоризообразователей и их взаимоотношений с растением, а также выяснение условий, благоприятствующих образованию микоризы на корнях. К этим условиям могут быть причислены, например, удобрения минеральные и органические, внесение при посеве активных микоризных грибов, влияние сроков посева, наличие микоризных грибов в почвах и др.

В таком разрезе и шло в основном изучение микоризы в последние годы (1949—1953) в Советском Союзе. Особенно ценно в этой работе было то, что в нее, помимо лесоводов, включились также микробиологи, физиологи растений и микологи.

Прежде чем перейти к рассмотрению работ последнего времени по микоризе, следует отметить, что в настоящее время появились противоречивые взгляды на то, насколько микориза необходима для нормального развития дерева, а также на то, не образуется ли она повсеместно естественным путем. В связи с этим встал вопрос, касающийся практической части проблемы, т. е. необходимо-ли искусственное внесение микоризных грибов в степные почвы при посеве желудей или семян сосны?

При высаживании саженцев, выращенных в питомниках, необходимость микоризации отпадает, так как они обычно уже имеют микоризу на корнях, которая образуется к осени первого года. Средневозрастные боры и дубравы, имеющиеся в настоящее время в степных районах и заложенные пионерами степного лесонасаждения без искусственной микоризации, не могут служит примером того, что микориза на корнях образовалась спонтанно и деревья развивались нормально, так как все они высаживались саженцами из питомников. В Голопристанском районе Херсонской области имеются 12-летние насаждения сосны в степи на песках (нижнеднепровские пески). Корневая система деревьев в этом насаждении обладает обильной микоризой. Микоризные грибы, очевидно,

[1] См. литературу «Travaux suédois récents».

были привнесены сюда с саженцами при их пересадке из питомника как с остатками почвы, так и на корешках. Однако посев сосны семенами в этом же районе, да еще при условии их протравливания формалином с целью борьбы с фузариозом, не дает возможности сеянцам развиваться нормально, так как пески не содержат микоризных грибов, а имеющиеся на семенах грибы убиваются протравителем.

Нужна ли искусственная микоризация?

Сторонники мнения, что при полезащитном лесоразведении нет необходимости вносить какой-либо источник микоризных грибов, основываются на данных, показывающих, что степные почвы содержат микоризные грибы и что последние также имеются на посевном материале. Так, например, Клюшник (1951) на основании своих опытов приходит к выводу, что в условиях Украины сеянцы дуба заражаются микоризными грибами, присутствующими на желудях и в почве, без искусственного внесения лесной земли. Основным, лимитирующим образование микоризы фактором он считает влажность почвы, которой в степных условиях обычно нехватает. Ахромейко (1950) не ограничивает все условия одной влажностью, а придает значение также наличию органического вещества, аэрации почвы, pH и пр. В основном этот автор приходит к тем же выводам, что и Клюшкин, он утверждает, что микориза всегда будет развиваться спонтанно в тех условиях, которые обеспечивают нормальное развитие растения. Автор не приводит фактического материала опытов по этому вопросу.

Самцевич (1952, 1952а) при обследовании лесопосадок в различных областях Украинской ССР обнаружил повсеместно образование микоризы на корнях сеянцев и их нормальное развитие как с внесением, так и без внесения микоризной земли. Он считает, что образование микоризы в степи зависит от влажности почвы и не зависит от проведенной при посеве микоризации. Он пишет: «Чем лучше агротехника, чем больше задерживается влаги в почве, тем лучше растут дубки и обильнее образуются микоризы». Этот вывод автор подтверждает и вегетационным опытом, в котором дубки выращивались при различной влажности почвы. В результате он приходит к заключению, что... «степные почвы обладают такими же свойствами, как почвы из-под дубовых насаждений, в отношении роста на них дубков и образования микориз». Поэтому он утверждает, что микоризация не нужна.

Михович (1952) считает, что в условиях лесостепи Украины искусственное заражение микоризными грибами не требуется, так как не только почвы содержат микоризные грибы, но и желуди уже с осени их содержат.

Зерова и Воробьев (1951, 1952, 1952а) также проводили свою работу на Украине. На правобережье УССР в условиях степи они не обнаружили безмикоризных сеянцев. Их опыты показали, что состояние сеянцев и развитие на их корнях микоризы зависели от различной влажности почвы и от агротехники. Они считают, что почвы степи обеспечивают при соответствующей влажности развитие микоризы на сеянцах и микоризовать их не надо.

То же утверждает Власов (1952) для черноземных почв Воронежской области, а также Потебня (1952) для Днепропетровской области.

Другие авторы, изучавшие микоризу с точки зрения ее значимости как фактора, улучшающего развитие сеянцев при полезащитном лесоразведении, приходят к выводу, что, несмотря на то, что микоризные грибы имеются во многих почвах, все же микоризация при посеве дает положительные результаты.

Так, Мишустин (1950а, 1951а) показал, что при посеве стерильных желудей в различные почвы микориза на корнях образовалась, но искус-

ственная микоризация сеянцев дуба в условиях степи положительно влияла на их развитие и вызвала увеличение процента микоризных растений.

Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951) отмечают, что интенсивность ветвления корешков прямо пропорциональна степени микоризообразования. Общий вес дубков тем выше, чем сильнее развита микориза.

Лобанов (1951, 1952) при массовом обследовании обнаружил микоризу у дуба на различных почвах, тем не менее он считает, что следует применять ускорение микоризообразования путем внесения в степные почвы микоризной земли. Этот автор получал ускорение и облегчение микоризообразования при внесении в лунки микоризной земли в условиях Сталинградской области.

Красовская и Смирнова (1950) указывают, что в засушливых условиях юго-востока, несмотря на наличие в почве местных микоризных грибов, добавочное внесение микоризной земли под сеянцы значительно увеличивало процент растений, у которых на корнях образовалась микориза: так, если в контроле был 1% микоризных растений, то при добавлении в лунку одного стакана дубравной почвы их было 66%.

Ванин и Ахремович (1950) подчеркивают полезное значение микоризы и необходимость искусственного заражения почвы микоризными грибами.

Красовская и Терешкина (1951) приводят данные, говорящие за то, что внесение при посевах желудей микоризной земли обеспечивало раннее микоризообразование. Так, в опыте 3.VIII процент микоризных растений в контроле был 1,5, а с микоризной почвой 31. Учет этих же растений в октябре показал, что микоризация обеспечила 100%-ное заражение сеянцев, причем 92% были сильно заражены, в то же время в контроле микоризных растений было 41%, а сильно зараженных всего 8%.

Красовская (1952) пишет, что положительный эффект от искусственного внесения грибного организма в степные почвы можно считать твердо установленным.

Беседин (1949) указывает на необходимость микоризации посевов дуба и дает инструкцию по ее проведению.

Травень (1950) приводит опытные данные по положительному действию микоризной земли на рост сеянцев дуба, примененной на каштановых почвах.

Гельцер (1951, 1951а, 1952) считает основным условием для приживаемости дуба обеспечение его микотрофного питания и рекомендует применять микоризацию на юго-востоке и юге степных областей Европейской части СССР.

Гельцер и Воронкова (1953) придают особое значение микоризации активными микоризными грибами.

Рунов (1952) на основании данных, полученных им на черноземе, в условиях сухой степи на Деркульской станции по полезащитному лесоразведению, приходит к выводу, что применение лесной почвы при лесопосадках вызывает более обильное микоризообразование и стимулирует развитие дубков.

Рейнер и Джонс (Rayner and Neilson-Jones, 1949), а также Келли (Kelley, 1952) приводят материал, говорящий о необходимости в некоторых случаях применять микоризацию сосны.

Ряд других исследователей — Частухин (1950, 1952), Фомин, (1950), Лисин (1949), Морочковский и Радзиевский (1950) и другие пишут о пользе искусственной микоризации и необходимости ее проведения.

Приведенный краткий перечень работ показывает, что существующие противоположные мнения основываются на фактических данных. Это говорит о том, что данный вопрос требует уточнения и дальнейшего изучения. Почвенно-климатические условия разных районов СССР весьма разнообразны, и это должно быть учтено при составлении общих выводов. Данные, полученные по образованию местной микоризы на корнях дуб-

ков, относятся в основном к условиям Украинской ССР. В других степных районах, в более суровых условиях, искусственное внесение микоризы оказывало положительное действие.

В решениях Всесоюзного совещания по микотрофному питанию растений, созванного Институтом микробиологии АН СССР, Институтом леса АН СССР и Институтом сельскохозяйственной микробиологии ВАСХНИЛ 23—25 ноября 1953 г., было записано, что микоризация приносит пользу и ее рекомендуется применять на каштановых почвах юго-востока и на черноземах путем дополнительного заражения этих почв микоризными грибами.

О сущности взаимоотношений между грибом и деревом

Прошел сравнительно короткий срок с того времени, как широко развернулись в стране работы по полезащитному лесоразведению. Несмотря на это, можно отметить, что значительно продвинулось изучение ряда вопросов, связанных с его осуществлением. До этого времени почти не было серьезных работ, касающихся практического использования микоризных грибов для лесоразведения и дающих детальное освещение этого вопроса с микробиологической стороны.

Сущность взаимоотношений между грибом и деревом остается почти невыясненной. Вильямс отводит микоризам большую роль в жизни не только древесных пород, но и травянистых. Он считает, что грибница, как бесхлорофильный организм, разрушает органическое вещество почвы — ульминовую и апокреновую кислоты, сама использует их азот и снабжает им растение.

Худяков (1952) полезную роль грибов объясняет их участием в минеральном питании дерева путем передачи элементов по гифам на расстоянии от источника к месту потребления. Благодаря разветвленному и далеко распространенному мицелию значительно увеличивается поглощающая поверхность корня, что улучшает снабжение дерева не только элементами питания, но и водой.

Кроме этого, микоризные грибы, повидимому, способны удовлетворять свою потребность в азоте за счет частичной амонификации гуминовой кислоты и отдавать часть азота растению. Опытами показано, что культуры микоризных грибов способны расти на синтетической среде с гуминовой кислотой в качестве единственного источника азота.

Купревич (1952) обнаружил, что корни растений, имеющих микоризу, обычно характеризуются по сравнению с не имеющими микоризу более широким набором и более высокой активностью внеклеточных ферментов. Отсюда следует, что растение, снабженное микоризой, обладает повышенной способностью перерабатывать и усваивать органические вещества почвы.

Самцевич (1953), не отрицая мутуалистических (обоюдополезных) отношений между микоризными грибами и деревом-хозяином, считает, что характер взаимоотношений сводится к тому, что микоризные грибы, находясь в ризосфере, разлагают органические вещества и делают их доступными для питания дерева. В период же образования на корешках чехликов гриб использует из корешков углеводы и влагу, ассимилируя одновременно азотистые вещества из прилегающей почвы. После отмирания микоризных окончаний грибница минерализуется и обогащает почву подвижными азотистыми соединениями, которые используются деревом.

На полезную роль микориз для растения указывает ряд авторов.

Бурснель (Bursnel, 1949) пишет, что семена Heleanteum cistaceae нормально прорастают только при наличии гиф гриба. Оказалось, что гриб вырабатывает тиамин, необходимый для прорастания семян.

Крамер и Вильбур (Kramer and Wilbur, 1949) доказывают более интенсивную абсорбцию питательных элементов микоризными корнями бла-

годаря увеличению их поглощающей поверхности. Радиоактивный фосфор накапливается сильнее на участках корня, одетых микоризой.

Мелин и Нильсон (Melin and Nilson, 1950) показали значение микоризы как питающей системы опытом с радиоактивным изотопом фосфора. С меченым фосфором соприкасались только гифы гриба, только через них фосфор мог попадать в растение, где он и был обнаружен.

Харлей и Мак-Креди (Harley, McCready, 1950) показали, что верхушки микоризных корней бука поглощали фосфор из разведенного раствора быстрее, чем такие же кусочки незараженных корней с равной поверхностью и одинаковым сырым весом.

Крамер (Kramer, 1951) установил корреляцию между минеральным питанием и обменом веществ корней. Вещества, задерживавшие дыхание, задерживали и поступление фосфора в корни.

Роджерс (Rogers, 1951) к функциям микориз относит их действие как абсорбирующих систем, увеличивающих поглощающую поверхность корня, способность грибов благодаря выделяемым ими ферментам разлагать сложные органические вещества и делать их доступными для растения и способность грибов синтезировать некоторые вещества, нужные для растения.

На полезную роль микориз для дерева указывают также Бьоркман (Björkman, 1949), Букхольц (Buccholz, 1951), Рейнер и Джонс и др.

Как выяснилось, минеральное питание древесных пород отражается на микоризообразовании. Было замечено, что минеральный азот часто влияет отрицательно на рост древесных пород. Фосфор, наоборот, оказывает весьма положительный эффект. Так, например, Данник (1949) в опыте с гнездовым посевом дуба на Жеребковской опытной станции отмечает, что большие дозы азотных и калийных удобрений влияли отрицательно на рост сеянцев и микоризообразование. Суперфосфат (17 г на лунку) оказал положительное действие.

Щербаков и Мишустин (1950) выяснили условия питания сеянцев дуба, при которых ускорялся их рост и стимулировалось развитие микоризы на корнях. Их опыты показали, что азот оказывал отрицательное действие как на рост сеянцев, так и на образование микоризы; фосфор, наоборот, стимулировал и то и другое. Особенно эффективным оказалось сочетание NP_3K (N — 20; P — 60; K — 30 кг на 1 га).

В опыте вес растений по вариантам был следующий (в граммах на делянку):

Контроль	163,8	NP_3K	289,7
P	205,2	NP_3K+N	208,9
PK	234,5	NP_3K_2	240,0
NPK	213,7		

Шевченко (1950) установил, что в условиях Сталинградской области суперфосфат стимулирует образование микоризы. На основании его опытов областным отделом сельского хозяйства была издана специальная инструкция, в которой рекомендуется к 0,5 т микоризной земли добавлять 7 кг суперфосфата и эту смесь применять при посеве желудей.

По данным Мишустина, Пушкинской и Мирзоевой (1951), лучшее развитие растений и более высокий балл микоризообразования получены при применении фосфорных и фосфорнокалийных удобрений.

Плохих (1950) при внесении в лунки микоризной земли и удобрений в количестве 15 г N, 8 г P и 10 г K на гнездо получил хорошее развитие дубков.

Пискарев (1951) приводит данные ряда авторов о положительном влиянии фосфорных удобрений на развитие сеянцев дуба на разных почвах. Результаты его опытов показывают, что внесение суперфосфата в рядки или гнезда повышает энергию прорастания и усиливает развитие корневой системы дуба. Аммонийная селитра при больших дозах супер-

фосфата, внесенного в два слоя (в рядки и под вспашку), оказывала хорошее действие.

Пушкинская (1952) показала, что наиболее благотворное влияние на развитие микориз оказывает фосфорное удобрение и особенно удобрение с утроенной дозой фосфора, причем наиболее положительное действие оказывает гранулированный суперфосфат при местном внесении.

Сидери (1950) приводит данные полевых опытов, в которых положительное влияние на высоту сеянцев дуба и рост корней оказывали микроэлементы, вносимые в качестве удобрений в почву, как с Cu прирост в весе составлял 92% по сравнению с контролем, с Zn —56%, а с Bo —61%.

Сидери и Золотун (1952) рассматривают удобрения, в том числе микроэлементы, как фактор, влияющий на взаимоотношения грибов микоризообразователей с другими микроорганизмами, обитающими в зоне корневой системы. Изменение этих взаимоотношений влияет на условия питания растения. Хорошее развитие дубков было получено при применении небольших доз серы, бора и фосфора (серы 1 кг на 1 га; борной кислоты — 0,45 кг и суперфосфата — 10 кг на 1 га).

В литературе имеются указания на то, что, помимо минеральных удобрений, на развитие сеянцев и микоризы на их корнях оказывают влияние и органические удобрения. Так, по данным Красовской и Смирновой (1950), внесение коровьего навоза значительно увеличило процент микоризных сеянцев по сравнению с контролем. Особенно положительно влияло внесение перепревшего конского навоза совместно с микоризной почвой. Микоризных растений в контроле было 1%; с коровьим навозом — 63%; с конским — 45%; с микоризной почвой — 19%; с конским перепревшим навозом плюс микоризная почва — 70%.

В другом опыте Красовская (1952) при добавлении в лунки навоза получила при этих условиях более интенсивное образование микоризы на корнях, чем без навоза.

На такое же положительное действие навоза указывает и Гельцер (1951), которая рекомендует при выращивании сеянцев дуба в микоризных питомниках наряду с суперфосфатом вносить и перепревший навоз.

Наши опыты на Тимашевском опорном пункте Всесоюзного научно-исследовательского института агро-лесомелиорации в Куйбышевской области на черноземной почве показали, что внесение в лунки NPK или свежего конского навоза задерживало развитие дубков, а также отрицательно сказалось на образовании на корнях микоризы. Средняя высота дубка в конце вегетационного периода в контроле была 15,5 см, с навозом — 13,8, с NPK — 11,5 см.

Зависимость между питанием растения и образованием на его корнях микоризы заключается в том, что микоризный гриб, как симбионт, получает от дерева необходимые для его питания сахара, которые накапливаются во всех частях растения, в том числе и корневой системе. Содержание сахаров в растении сильно меняется в зависимости от условий питания растения. Обильное поступление растворимого азота в растение приводит к увеличению синтеза азотистых органических соединений и к мобилизации углеводов на синтетические реакции. (Владимиров, 1948).

В работе Прянишникова и Кошеваровой (1916) вскрыта зависимость между белковым и углеводным обменом растений. На основании широких исследований показано, что на синтез белков растение расходует углеводы — маннозы и дисахара.

Как показал Калинкевич (1939), увеличение дозы азота в удобрении ведет к уменьшению содержания растворимых сахаров в листьях коксагыза.

Увеличение количества фосфора в питательном растворе приводит к повышению накопления сахаров (Сисакян, 1938; Богаев, 1948).

Действие калия на содержание сахаров в растении в значительной степени зависит от фона азотного питания. При достаточном обеспечении

растения азотом уменьшение концентрации калия ведет к резкому снижению количества сахаров. Снижение концентрации калия на низком азотном фоне не дает изменений в общей сумме сахаров (Дикусар, 1945).

Таким образом, минеральное питание растения сказывается на накоплении сахаров, а это последнее — на микоризообразовании. Образование микоризы на корнях в свою очередь влияет на нормальный ход развития дерева.

Микориза образуется, если корни растения содержат излишек растворимых углеводов (Бьоркман). Трудная изоляция грибов из микориз также показывает на их зависимость от веществ, вырабатываемых растением (Харлей, Harley, 1950).

Исследования Куклиной-Хрущевой (1952) (опыты с пшеницей) показали, что обычно наблюдается усиленный приток сахаров к микоризным корням и что содержание сахара в корнях микоризного растения больше, чем у безмикоризного.

Так как синтез углеводов в растении происходит на свету, то естественно, что освещение косвенно сказывается и на образовании микоризы.

Бьоркман указывает, что при сильном освещении развитие микоризы лучше, в то время как при недостаточном освещении (12% и меньше от полного освещения) она уже не образуется.

На роль света для роста дуба указывает Кржыжановский (1950).

Роль микрофлоры ризосферы дуба

В настоящее время уже накопилось значительное количество данных, говорящих о том, что факторы, влияющие на развитие микоризного гриба на корнях, весьма сложны и не ограничиваются условиями питания дерева и почвенно-климатическими условиями. Большая роль в этом процессе принадлежит той микрофлоре, тому микробному сообществу, которое складывается в ризосфере.

До последнего времени о микрофлоре ризосферы древесных пород почти ничего не было известно. Изучению микрофлоры древесных насаждений посвящена работа Гаврилова (1950). Он показал, что под влиянием различных древесных насаждений изменяется количество и соотношение отдельных групп микроорганизмов и что почва дубового насаждения особенно богата микрофлорой.

Этому же вопросу посвящены работы Самцевича, Корецкой и Визиря (1949), Пушкинской (1951), Корецкой (1951, 1952), Езубчик и Канашевич (1951), Слесаренко (1952), Козловой (1953) и Митрофановой (1953).

Мантейфель, Жукова и Демьянова (1950) изучали микрофлору ризосферы дуба. Они обнаружили, что с возрастом дубков число микроорганизмов в их ризосфере увеличивается в основном за счет бесспоровых форм. Условия, создающиеся в ризосфере дуба, благоприятствуют развитию таких форм, как азотобактер, нитрификаторы и аммонификаторы.

Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951) показали, что в ризосфере дуба лучше развиваются самые различные микроорганизмы. Так, в ризосфере в 15—20 раз больше грибов, чем в почве (160 тыс. : 6 тыс.), актиномицетов в 10 раз больше (3215 тыс. : 252 тыс.), сильно возрастает количество пигментных и флюоресцирующих бактерий.

Харлей (Harley, 1949) считает, что эффект от микориз следует учитывать на фоне всей ассоциации микроорганизмов.

Дальнейшие исследования в этом направлении показали, что древесные растения не безразлично относятся к разным представителям почвенной микрофлоры. Трибунская (1950) показала, что азотобактер при его внесении с семенами древесных пород приживается на их корневой системе и положительно влияет на развитие клена, ясеня, акации (дуб не изучался).

Рященко, Рюмина и Попова (1952) получили хороший рост азотобактера на 50%-ном экстракте из корней дуба, а также хорошее его развитие около дубовых корешков. В условиях вегетационного опыта он положительно влиял на рост дубков, что видно из цифр, приведенных в табл. 1.

Таблица 1

Развитие дубков в опыте с азотобактером
(Опыт Рященко и др.)

Почва	Вариант опыта	Средняя высота дубка в см	Средняя листовая поверхность в см на растение
Лесная-выщелоченный — чернозем	Контроль	14,6	10,5
	Азотобактер	15,3	23,0
Степная — чернозем . .	Контроль	14,0	13,0
	Азотобактер	15,5	19,0

Наши наблюдения по влиянию азотобактера на рост сеянцев дуба и образование микоризы на его корнях говорят о перспективности работы в этом направлении. В вегетационном опыте внесение азотобактера стимулировало местные микоризные грибы, имеющиеся в полевой почве (совхоз «Красный маяк» Ленинского района, Московской области). Дубки на этой почве с азотобактером развивались значительно лучше. Опыт проводился в ящиках по 10 дубков в каждом. Результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2

Влияние азотобактера на развитие дубков

Вариант опыта	Средняя высота 1-го дубка в см	Общая площадь листовой поверхности в $см^2$
Контроль	7,6	163,9
Внесен азотобактер на желудях	10,5	325,8

Микробиологические анализы корневой системы показали, что азотобактер не обнаруживается непосредственно на корешках дуба, но он присутствует в больших количествах в почве ризосферы и оказывает положительное действие на рост дубков, стимулируя образование микоризы

Фомин (1950) также обнаружил положительное влияние азотобактера на развитие сеянцев дуба. Кроме азотобактера, он испытал влияние встречающихся в ризосфере бактерий из группы Pseudomonas и клубеньковых бактерий. При этом выяснилось, что эти микроорганизмы совместно с лесной почвой усиливают рост древесных пород и образование микоризы. Так, на Сталинградской опытной станции влияние лесной земли с добавлением 1 кг «биопрепарата» выразилось в том, что в контроле микориза не образовалась и высота дубка равнялась 5 см, а длина корней 25 см; с обработкой «биопрепаратом» высота была 11 см, а длина корня 38 см.

Малышкин (1950, 1952) исследуя микрофлору ризосферы дуба, обнаружил, что наиболее часто встречающимися там формами являются

гриб Trichoderma lignorum, бактерии рода Pseudomonas и азотобактер. Выясняя роль этих микроорганизмов в ризосфере, он показал, что обогащение ризосферы сеянцев этими формами приводит к лучшему развитию растений и к усилению развития микоризы на их корнях.

Таблица 3

Влияние некоторых микроорганизмов на развитие сеянцев дуба и образование микоризы
(Опыт Малышкина)

Вариант опыта	Высота в см	Вес листьев в г	% микоризных растений
Контроль	12,4	100	26,6
Азотобактер + триходерма + + псевдомонас	14,5	116,2	54,7

Пономарева (1951, 1952) в своих опытах получила повышение грунтовой всхожести и улучшение качества сеянцев при предварительном намачивании семян ели, сосны и акации во взвесях некоторых штаммов Azotobacter chroococcum и Trichoderma lignorum.

Мишустин (1951а) показал, что комплекс микроорганизмов различных почв по-разному влияет на рост сеянцев дуба. В вегетационные сосуды, содержащие по 8 кг песка, добавлялось по 15 г почвы. Оказалось, что почва из леса улучшала развитие дубков, а залежь замедляла. Соответственно сухой вес сеянцев был в контроле 4,17 г, с серой лесной почвой из Шипова леса — 5,56 г, а с черноземом-залежью — 2,83 г. К сожалению, в этом опыте не приводится данных об образовании микоризы на корнях. Возможно, что действие разных почв обуславливалось также и их качеством как источника микоризы.

Связь между развитием сеянцев и образованием на их корнях микоризы

Наличие микоризы на корнях положительно влияет на рост дубков, об этом говорит ряд данных последнего времени, которые мы считаем необходимым привести.

В работе Мишустина (1951а) приводятся результаты вегетационного опыта с дубом, проведенного Шемахановой на подзолистой почве из совхоза «Красный маяк», содержащей спонтанную микоризу. Полученные ею результаты приведены в табл. 4.

Таблица 4

Влияние микоризации на развитие дубков
(Опыт Шемахановой)

Показатели	Контроль	Микоризная почва
Средняя высота дубков в см . .	13,30	15,44
Длина корня в см	42,90	47,80
Толщина корневой шейки в см .	4,37	5,10
Сухой вес 1 растения в г	5,31	5,67

Аналогичные результаты дал полевой опыт, заложенный Кудриной на каштановых почвах Аршань — Зелмене Сталинградской области.

Лисин (1949) приводит данные по сосне и лиственнице сибирской (табл. 5). Опыт проведен в Шахматово Чкаловской области.

Клюшник (1951) показывает, что высота сеянцев находится в прямой зависимости от степени развития микоризы на их корнях. Чем лучше развита микориза, тем выше сеянцы.

Средняя высота сеянцев	Без микоризы	10,9 см
	При слабом развитии микоризы	12,8 »
	При среднем развитии . .	13,6 »
	При сильном развитии . .	15,0 »

Штеренберг (1949) наблюдала, что на корнях у хорошо развитых сеянцев всегда имеется микориза.

Таблица 5

Влияние микоризации на развитие сосны
(Опыт Лисина)

Вариант опыта	Длина стебля в см	
	сосна	лиственница сибирская
Контроль	2,77	2,97
Микоризная почва .	6,16	13,72

Таблица 6

Связь между развитием дубков и их микоризностью

Дубки	% дубков с микоризой	% дубков без микоризы
Хорошие .	29	2,4
Средние . .	45,5	31,8
Плохие . .	25,5	65,8

По нашим наблюдениям в Тимашево Куйбышевской области, также отмечалась зависимость между развитием растений и образованием микоризы на их корнях в полевых условиях. Данные этих наблюдений приведены в табл. 6.

Таблица 7

Влияние микоризных грибов на рост сеянцев дуба

Вариант опыта		Средняя высота в см	Образование микоризы
Контроль		17,0	Мало
Культура микоризных грибов	гриба дубовника	22,5	Очень много
	гриба № 7 .	19,5	Много
	моховика	20,7	Очень много

Таблица 8

Влияние микоризации на развитие дубков
(Опыт Гельцер)

Вариант опыта	Средняя высота в см	Вес золы 1 растения в г
Контроль	5,9	2,4
Микоризная земля из леса	6,4	3,2
Культура микоризного гриба .	6,9	4,2

В нашем вегетационном опыте на нестерильной почве дубки-двухлетки развивались лучше при внесении микоризных грибов (табл. 7).

Гельцер (1951а) приводит данные по влиянию микоризации в полевых условиях (табл. 8).

Основываясь на этих и ряде других данных, а также на наблюдениях, проведенных в полевых условиях, можно придти к заключению, что образование микоризы на корнях дубков оказывает положительное дей-

ствие на развитие сеянцев в условиях степи. Однако, как указывалось выше, в настоящее время нет единого мнения о необходимости искусственной микоризации при посадках леса в степи. Отрицательное отношение к этому вопросу основывается на том, что в ряде полевых почв встречаются микоризные грибы и что образование микоризы за счет местных грибов стимулируется агротехническими приемами, обеспечивающими сохранение влаги в почве, внесением фосфорных удобрений или бактерий-стимуляторов. В то же время имеется ряд опытных данных, указывающих на полезную роль искусственной микоризации. Поэтому дальнейшее, более углубленное изучение этого вопроса представляется необходимым.

Условия, определяющие необходимость микоризации

Было бы глубоко ошибочным считать, что внесение микоризных грибов является единственным мероприятием, которое может обеспечить благоприятные условия для роста леса. Несомненно правы те исследователи, которые подчеркивают роль влажности почвы или придают большое значение для выращивания древесных пород условиям среды: внесению органического вещества, небольших количеств минерального азотного и калийного удобрения и более высоких доз фосфатного удобрения, а также обеспечению хорошей аэрации почвы путем придания ей комковатой структуры (Ахромейко). Тем не менее вряд ли можно считать правильным вывод, что при создании таких условий можно полностью отбросить влияние количества, активности и видового состава микоризных грибов, находящихся в почве.

Из богатой практики применения бактериальных удобрений известно, что они дают эффект даже и на тех почвах, в которых содержатся бактерии данного вида. Это объясняется тем, что часто, например, клубеньковые бактерии или бактерии, мобилизующие органические фосфаты, находятся в почве в неактивном состоянии или в незначительных количествах. Установлено, что применение бактериальных удобрений по высокому агротехническому фону всегда более эффективно.

Поэтому при применении микоризации также нужно учитывать роль влажности и удобрений. Но в то же время нельзя думать, что зачатки микоризных грибов одинаково присутствуют в разных почвенно-климатических зонах и везде (при соответствующих условиях) являются активными микоризообразователями.

Нельзя, конечно, отрицать тех исследований и фактов, которые сделаны на Украине Самцевичем, Клюшником (1952), Зеровой, Воробьевым (1951, 1952) и Миховичем, а также рядом практических работников лесоразведения, которые отчетливо показали, что микоризные грибы в этих почвах имеются и что они могут обеспечить образование микоризы при лесоразведении в степи. Однако неверно эти выводы переносить на почвы с более суровыми условиями, которые далеко не всегда содержат активные микоризообразующие грибы.

Интересуясь присутствием микоризных грибов в полевых и степных почвах (Возняковская, 1953), мы предприняли микроскопическое изучение этих почв с целью количественного учета в них соответствующих образований или гиф, могущих служить показателем возможности микоризообразования в каждом конкретном случае. Просматривая большое количество почвенных образцов, взятых из-под корней дубовых и сосновых насаждений, мы наблюдали во всех случаях присутствие розовато-коричневых гиф. Отрезки этих гиф мы и учитывали в полевых и степных почвах.

Анализ почв, произведенный методом микроскопического учета, показал, что большинство полевых и степных почв содержит характерный темноокрашенный мицелий, но что количество его в почвах весьма раз-

лично. На почвах, содержащих большое количество темных гиф, микориза на корнях образуется у большинства растений.

Имеются наблюдения, что на некоторых почвах микориза образуется естественным путем, но у незначительного процента растений. На других же почвах 90—100% растений оказываются с микоризой.

Так как образование микоризы на корнях положительно влияет на развитие сеянцев, очень важно обеспечить ее образование на большем числе растений, что может быть достигнуто искусственным обогащением почв микоризными грибами.

Помимо массового заражения сеянцев микоризой, не следует упускать из виду различную специфичность и различную активность встречающихся видов микоризных грибов по отношению к данному виду древесной породы. Состав грибов-симбионтов у древесных пород плохо изучен. Но известно, что на одной породе микоризу могут образовать разные виды грибов.

Клюшником (1952) описаны следующие микоризообразователи для дуба на степном Юге Украины: Hebeloma crustuliniforma, Scleroderma aurantium, Posilithus arenarius, Tricholoma lascivum, Cortinarius sp. Зеровой (1950) описана Scleroderma verrucosum.

Частухин (1952) обнаружил в лесных полосах Воронежской области следующие виды, образующие микоризы на корнях деревьев: Russula, Scleroderma aurantium и Boletus subtomontosis. В естественных дубравах микоризные грибы были представлены более широко, встречались Boletus edulis, Cortinarius и др.

При искусственном внесении очень важно использовать те виды, которые наиболее активны и полезны для данной древесной породы. Вопрос этот может быть решен при применении определенных культур микоризных грибов.

Например, по указаниям Морочковского и Радзиевского (1950), белый гриб является основным микоризообразователем в дубравных лесах Украины и вместе с тем редко встречается в лесах лесостепи. В опытах этих авторов применение спор и плодовых тел белого гриба привело к лучшему развитию дубков, в том числе и их корневой системы.

В нашем опыте белый гриб также оказал положительное действие на развитие сеянцев дуба.

Результаты работ, проведенных в 1952—1953 гг. и доложенных на совещании по микотрофному питанию растений 23—25 ноября 1953 г., показали, что различными исследователями (Власов, Зерова, Худяков, Возняковская) выявлена неодинаковая эффективность различных видов грибов-микоризообразователей. Поэтому в решениях совещания было отмечено, что необходимо сосредоточить внимание на сравнительном испытании чистых культур грибов с целью выбора наиболее активных, которые могут быть с успехом использованы даже на почвах, содержащих местные микоризные грибы.

Чистые культуры микоризных грибов

Для того чтобы иметь возможность применять и изучать культуры микоризных грибов, нужно научиться их выращивать и размножать на искусственных питательных средах. Выделение некоторых культур было осуществлено Худяковым и Возняковской (1951) в 1949 г. методами, которые описаны в опубликованной ранее работе.

В дальнейшем для культивирования микоризных грибов была предложена следующая среда (Возняковская, 1952) (см. стр. 216).

К питательной среде гидролизат казеина, автолизат дрожжей и витамин B_1 добавляются после ее стерилизации с соблюдением правил стерильности.

Наиболее подходящим для микоризных грибов является pH около 5.0.

Вода водопроводная	1 л
Глюкоза	10 г
NH_4NO_3	1 »
KH_2PO_4	1 »
$MgSO_4$	0,5 »
$CaCl_2$	0,2 »
$FeCl_3$	5 мг (0,5 мл 1%-ного раствора)
$ZnSO_4$	1 » (0,5 мл раствора 1 : 500)
$CuSO_4$	1,5 » (0,8 мл раствора 20 мг в 10 мл воды)
Гидролизат казеина[2] (комплекс аминокислот)	15 мл (5%-ного раствора)
Автолизат дрожжей	10 мл
Тиамин (B_1)	1 мл (1 ампула 0,5%-ного B_1, разведенного в 10 мл воды)
Агар-агар	15 г

Для массового выращивания культур рекомендованы следующие среды.

Основной отвар для них готовится из 100 г капусты или картофеля на 1 л воды.
Для масленка — капустная с добавлением витамина B_1 и картофельная с 0,3% глюкозы и витамина B_1.
Для моховика — капустная с добавлением 0,3% глюкозы, 0,05% NH_4NO_3 и витамина B_1 и картофельная с добавлением 0,3% глюкозы и витамина B_1.
Для дубовика — картофельная с добавлением 0,3% глюкозы и витамина B_1.
Для белого гриба — картофельная с добавлением 0,3% глюкозы и витамина B_1.
Для культуры № 7 — капустная среда с 0,3% глюкозы и витамина B_1.

Особенно производительно и удобно выращивание культур на жидких средах с продуванием воздуха (Худяков, Рыжкова), при этом можно выращивать грибы в больших объемах жидкости и получать рост в виде мелких хлопьев.

Очень эффективен следующий метод посева в жидкие среды: гриб выращивается на агаровой среде, затем переносится в стерильную фарфоровую ступочку, в которой растирается для получения суспензии. Суспензия высевается в жидкую среду. Таким образом, достигается получение сразу большого числа очагов роста. Этим методом мы с успехом пользовались для получения маточных культур.

Положительные стороны посева суспензией отмечаются также в работе Виркен, Келлера и Шеллинга (Wirken, Keller, Schelling, 1951). Их методика сводилась к получению суспензии гиф при встряхивании в флаконах со стеклянными бусами.

Следует отметить, что рост микоризных грибов происходит медленно. Для накопления массы мицелия масленка или культуры № 7 требуется срок не менее двух-трех недель, а для моховика, дубовика один-два месяца.

При суждении об эффективности микоризации и для окончательного разрешения практического значения проблемы микоризы главным являются результаты полевых испытаний.

Приведенные выше данные мелкоделяночных и вегетационных опытов не могут служить достаточным основанием для окончательного решения этого вопроса. Поэтому первоочередной задачей в настоящее время нужно считать широкое производственное испытание чистых культур микоризных грибов при посевах дуба и сосны в условиях степи. При этом следует учитывать уже накопленный опыт по изучению микоризы и лесорастительных условий.

---

[2] Приготовление гидролизата казеина: к 100 см³ 25%-ной серной кислоты (30,7 г H_2SO_4 долить до 100 мл водой) прибавить 10 г казеина. Кипятить на водяной бане 24 часа. После этого нейтрализовать мелом. Отфильтровать с насосом на воронке Бунзена, прибавить еще 100 мл дестиллированной воды. Фильтрат простерилизовать.

Заключение

Факт образования микоризы на корнях, как весьма полезный, способствующий развитию сеянцев, не вызывает сомнений. Однако благоприятные лесорастительные условия не могут ограничиваться только наличием микоризных грибов в почвах. Нельзя умалять значение влажности почвы, аэрации, наличия органического вещества и пр. Микориза является только одним из условий, обеспечивающих нормальное развитие сеянцев древесных пород с микотрофным типом питания (дуб, сосна).

В настоящее время установлено, что в черноземных почвах и почвах лесостепной зоны микоризные грибы присутствуют, чем и обуславливается появление микоризы на корнях сеянцев. Однако наблюдения за наличием микоризных грибов в полевых и степных почвах показали, что их количество в разных почвах различно, а в некоторых они обнаруживаются в очень незначительных количествах, которые не могут обеспечить 100%-ного заражения сеянцев. Это подтверждается обследованием их в полевых условиях.

Кроме того, не все виды грибов, содержащихся в почвах, будут одинаково активны. То же можно сказать и о лесных почвах, применяющихся для микоризации. Поэтому мнение большинства исследователей, работающих по вопросам, связанным с изучением микоризы, сводится к тому, что весьма желательно использовать известные активные виды микоризных грибов. Это может быть обеспечено применением чистых культур микоризных грибов. Изучение чистых культур позволит ближе подойти к пониманию сущности микотрофного питания.

Выделение чистых культур микоризных грибов дуба и сосны позволило изучить их потребности в питательных веществах, на основе чего была разработана питательная среда для их выращивания, а также были подобраны более простые среды для их массового размножения. Кроме того, было показано, что на почвах, содержащих некоторое количество местных микоризных грибов, применение культур увеличивает процент микоризных растений и улучшает развитие сеянцев.

Эффективность применения культур микоризных грибов может быть увеличена при внесении совместно с ними некоторых бактерий-стимуляторов, являющихся представителями прикорневой микрофлоры дуба. В связи с этим встает вопрос о создании комплексного биопрепарата, содержащего, помимо микоризных грибов, также бактерий-стимуляторов.

Решение проблемы микоризации может быть осуществлено только путем проведения широкого производственного испытания различных способов микоризации, что и нужно считать в настоящее время основной задачей.

Московское отделение
Всесоюзного института сельскохозяйственной
микробиологии

Получено 18. XII. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

Ахромейко А. И. Роль микориз в жизни леса. Лесное хозяйство, № 5, стр. 18, 1950.
Беседин Г. Микориза и ее значение. Совхозная газета, № 37 от 26.III.1949 г
Богачев В. Б. Фосфорное питание и обмен веществ у сои. Диссертация, ТСХА, 1948.
Ванин С. И. Микориза и ее значение для степного лесоразведения. Природа, № 8, стр. 32, 1949.
Ванин С. И. и Ахремович М. Б. Некоторые новые данные о микоризе. Тр. Лесотехнич. акад. им. Кирова, № 69, стр. 19, 1950.
Ванин С. И. и Власов А. А. Изучение микориз древесных пород в СССР в связи с задачами степного лесоразведения (1948—1950), Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 9, 1952.
Владимиров А. В. Физиологические основы применения азотистых и калийных удобрений. Сельхозгиз, 1948.

Власов А. А. Микориза сеянцев дуба и ее развитие в условиях степи. Тр. компл. научн. экспед. по вопросу полезащитн. лесоразведения, II, 68, 1952.
Возняковская Ю. М. Опыт выращивания и испытания чистых культур микоризных грибов. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 161, 1952.
Возняковская Ю. М. Количественное определение микоризных грибов в почвах. Тр. ин-та с.-х. микробиологии, 13, 169, 1953.
Высоцкий Г. Н. Микориза дубовых и сосновых сеянцев. Лесопромышленный вестник, вып. 29, стр. 504, 1902.
Гаврилов К. А Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв. Почвоведение, № 3, стр. 129, 1950.
Гельцер Ф. Ю. Микоризные питомники. Соцземледелие от 28. III. 1951 г.
Гельцер Ф. Ю. Приемы обработки желудей микоризным грибком и источники его получения. Сов. агрономия, № 11, стр. 54, 1951а.
Гельцер Ф. Ю. Значение активной микоризы в питании дуба. Лес и степь, № 11, стр. 26, 1952.
Гельцер Ф. Ю. и Воронкова Е. А. К вопросу о необходимости обработки желудей микоризными грибами. Тр. ин-та с.-х. микробиологии, 13, 156, 1953.
Данник С. И. Опыт гнездового посева леса в степях Украины. Лес и степь, № 4, стр. 74, 1949.
Дикусар И. Г. Азотное питание растений и урожай. Диссертация докт., ТСХА, 1945.
Езубчик А. А. и Конощевич З. И. Распространение некоторых групп микроорганизмов в лесных почвах Полесья. О лесах Полесья. М., 1951.
Зерова М. Я. Scleroderma verrucosum — один из микоризных грибов древесных пород в условиях Украины. Ботанич. журн., VII, № 4, стр. 90, 1950.
Зерова М. Я. и Воробьев Д. В. Ектотрофна мікориза на деревних та Чагарникових породах в умовах степу українсько РСР. Ботанічний журн. VII, № 1, 67, 1951.
Зерова М. Я. и Воробьев Д. В. Эктотрофная микориза дуба и других древесных пород в условиях степи УССР. Полезащитное и противоэрозионное степное лесоразведение. Киев, стр. 212, 1952.
Зерова М. Я. и Воробьев Д. В. Микоризы и проблема лесоразведения в степи Украинской ССР. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 200, 1952а.
Калинкевич А. Ф. Влияние азотисто-калийного питания на углеводный обмен кок-сагыза. Биохимия, IV, № 4, 1939.
Келли А. (Kelley A.). Микотрофия у растений. Монография. Перевод с англ., М., 1952.
Клюшник П. И. О микоризе дуба. Лесное хозяйство, № 4, стр. 81, 1951.
Клюшник П. И. О грибах, образующих микоризу дуба. Лесное хозяйство, № 8, стр. 63, 1952.
Козлова Е. И. Выяснение закономерностей изменений микрофлоры степных почв при облесении. Автореферат канд. диссертации МГУ, биол.-почвен. факультет, 1953.
Корецька З. М. Вплив лісових насаджень на кількість мікофлори устеновому грунті Доповіді АН УРСР № 2, стр. 25, 1951.
Корецкая З. М. Влияние древесных насаждений на микрофлору почв в условиях степи. Микробиология, XXI, 5, 566, 1952.
Красовская И. В. Разработка приемов заражения корневой системы дуба микоризой в засушливых условиях Саратовской обл. Учен. записки Сарат. гос. ун-та, XXIX вып. биол.-почвен., стр. 81, 1952.
Красовская И. В. и Смирнова А. Д. Использование микоризы при посеве желудей дуба в засушливых условиях Саратовской обл. Лес и степь, № 2, стр. 29, 1950.
Красовская И. В. и Терешкина А. Д. Применение дубравной почвы осенней заготовки. Лес и степь, № 6, стр. 45, 1951.
Кржыжановский К. В. Рост дуба и световой режим. Агробиология, № 6, стр. 70, 1950.
Куклина-Хрущева Е. П. Значение микоризы в формировании урожая пшеницы. Сов. агрономия, № 10, стр. 47, 1952.
Купревич В. Ф. О физиологической роли микоризы. Тр. компл. научн. экспед. по вопросам полезащитн. лесоразведения, II, 39, 1952.
Лисин С. С. Выращивание сеянцев сосны обыкновенной и лиственницы сибирской с внесением микоризы в почву. Лес и степь, № 3, стр. 68, 1949.
Лобанов Н. В. Микоризы и степное лесоразведение. Лес и степь, № 2, стр. 45, 1949.
Лобанов Н. В. Микотрофность главнейших древесных и кустарниковых пород в условиях Европейской части СССР. Агробиология, № 4, стр. 49, 1951.
Лобанов Н. В. Внесение микоризной земли под посевы дуба в степи, Тр. компл. научн. экспед. по вопросу полезащитн. лесоразведения II, 129, 1952.
Малышкин П. Е. Влияние почвенных микроорганизмов на рост дуба. Почвоведение, № 5, стр. 280, 1950.
Малышкин П. Е. Ускорение роста дуба под влиянием почвенных микроорганизмов. Учен. записки Сарат. гос. ун-та, XXIX, вып. биол.-почвен., стр. 55, 1952.

Мантейфель А. Я., Жукова А. И., Демьянова Э. К. Изучение микрофлоры ризосферы дуба. Микробиология, XIX, 547, 1950.
Митрофанова Н. С. Изменение микрофлоры почв степей под влиянием лесопосадок. Микробиология. XXII, 275, 1953.
Михович А. И. Изучение микоризы дуба в условиях лесостепи левобережной Украины. Лесное хозяйство, № 2, стр. 35, 1952.
Мишустин Е. Н. Актуальные вопросы почвенной микробиологии. Соцземледелие от 4. I. 1950 г.
Мишустин Е. Н. Микориза древесных растений и степное лесоразведение. Вестник АН СССР, № 2, стр. 48, 1950а.
Мишустин Е. Н. Почвенная микробиология и ее очередные задачи. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, вып. 1, стр. 155, 1951.
Мишустин Е. Н. Микрофлора почвы и образование микоризы у дуба. Агробиология, № 2, стр. 27, 1951а.
Мишустин Е. Н. и Пушкинская О. И. Микориза древесных растений и ее значение при полезащитных лесонасаждениях. Микробиология, XVIII, 447, 1949.
Мишустин Е. Н., Пушкинская С. М., Мирзоева В. А. Микронаселение почвы и образование микоризы дуба. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, 1, 352, 1951.
Морочковский С. Ф. и Радзиевский Г. Г. Досвід одержання мікориз, білого гриба на сеянцы дуба в штучных умовах. Ботанічний журн., VII, стр. 60, 1950.
Пискарев А. Н. Роль фосфорных удобрений при выращивании сеянцев. Лес и степь, № 2, стр. 17, 1951.
Плохих А. Удобрения и микориза в посевах дуба. Совхозная газета, № 15 от 4. II. 1950 г.
Пономарева А. В. О повышении всхожести и энергии прорастания семян некоторых древесных пород посредством намачивания во взвесях триходермы и штаммов азотобактера хроококкум. Изв. АН БССР, № 2, стр. 85, 1951.
Пономарева А. В. О влиянии микроорганизмов на рост сеянцев некоторых древесных пород. Сб. науч. трудов Ин-та биологии БССР, III, стр. 109, 1952.
Потебня Н. А. Образование микориз на корнях однолетних сеянцев дуба в лесостепи и степи Украинской ССР. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 208, 1952.
Прянишников Д. Н. и Кошеварова О. Н. О влиянии углеводов на отношение люпина к солям аммония. Из результатов вегет. опыт., 10, 1916.
Пушкинская О. И. Материалы к характеристике микрофлоры почв дубовых лесов Теллермановского опытного лесничества. Тр. Ин-та леса АН СССР, 7, стр. 158, 1951.
Пушкинская О. И. Влияние удобрений на формирование микоризы дуба. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 170, 1952.
Рейнер М. и Нелсон-Джонс В. (Rayner M. a. Neilson-Jones W.). Роль микориз в питании деревьев. Монография. Перевод с англ., М., 1949.
Рунов Е. В. Образование микоризы у дуба в сухой степи. Сообщения компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, вып. 1, 58, 1952.
Рященко З. М., Рюмина Т. А., Попова М. Н. Азотобактер в почвах трассы лесной полосы Саратово-Камышин и его влияние на развитие дуба. Учен. записки Сарат. гос. ун-та, вып. биол.-почвен., XXIX, 75, 1952.
Самцевич С. А. Распространение и образование микориз у дуба в условиях засушливой степи. Полезащитн. и противоэрозион. степное лесоразведение. Изд. АН Укр. ССР, Киев, стр. 185, 1952.
Самцевич С. А. Микоризы дуба и их применение при степном лесоразведении в Украин. ССР. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 180, 1952а.
Самцевич С. А. О значении эктоэндотрофных микориз в питании древесных растений. Тезисы доклада на Всесоюзной конференции по микотрофному питанию при Отделении биологич. наук АН СССР 23—25. XI. 1953 г.
Самцевич С. А., Корецкая З. М., Визирь А. Б. Влияние лесной растительности на микрофлору черноземных почв черного леса. Тр. Ин-та лесовод. АН Укр. ССР, 1, 152, 1949.
Сидери Д. И. Влияние микроэлементов на развитие микоризы и улучшение роста сеянцев дуба. Рефераты докладов на конференции по микроэлементам 15. III. 1950 г.
Сидери Д. И. и Золотун В. П. Об улучшении условий роста дуба на смытых почвах Запорожья. Лес и степь, № 8, стр. 28, 1952.
Сисакян Н. М. Влияние форм азота и дозировок фосфора на образование углеводов и азотистых соединений в сахарн. свекле. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1938.
Слесаренко А. Я. Микробиологическая характеристика почв под лесом и в степи в районе отрезка волжской трассы государственной лесной полосы Саратов — Камышин. Ученые записки Сарат. гос. ун-та, вып. биол.-почвен., XXIX, стр. 37, 1952.
Травень Ф. И. Посевы дуба в зоне каштановых почв. Лес и степь, № 3, стр. 32, 1950.

Трибунская А. Я. Применение азотобактериальных удобрений при выращивании сеянцев древесных растений. Сб. по лесоразведению, стр. 145, 1950.
Фомин А. Е. Бактеризация древесных пород. Краткий отчет Ин-та землед. ю.-в. СССР, стр. 50, 1950.
Харитонов Г. А. Об эффективности ухода и удобрения при создании полезащитных лесонасаждений. Лес и степь, № 2, стр. 81, 1949.
Худяков Я. П. Роль грибов в микотрофном питании растений. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 47, 1952.
Худяков Я. П. и Возняковская Ю. М. Чистые культуры микоризных грибов. Микробиология, XX, 13, 1951.
Частухин В. Я. Пути внесения микоризообразующих грибов. Природа, № 4, стр. 35, 1950.
Частухин В. Я. Интродукция микоризных грибов в лесные полосы Воронежской обл. Тр. компл. научн. экспед. по вопрос. полезащитн. лесоразведения, II, 54, 1952.
Шевченко И. С. Инструкция по применению суперфосфата для улучшения развития микоризы при гнездовых посевах дуба по методу акад. Лысенко. Сталинградское обл. управ. с.-х. 1950.
Штеренберг П. М. Микориза древесной растительности в степи. Агробиология, № 6, стр. 149, 1949.
Щербаков А. П., Мишустин Е. Н. Условия питания как средство ускорения роста сеянцев дуба и развития микоризы на его корнях. Агробиология, № 5, стр. 121, 1950.
Björkman E. The ecological significans of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. Svensk Botanisk Tidskrift, **43**, 223, 1949.
Buccholz K. Mycotrophernährung der Bäume. Z. Weltforstwirtsch., **14**, 51, 1951.
Bursnel Доклад по микоризе, представленный съезду британских микробиол. об-в в октябре 1949 г. Nature, **164**, 1041, 1949.
Harley J. L. Mycorrhiza. Nature, **164**, 1041, 1949.
Harley J. L. Recent progress in the study of endotrophic mycorrhiza. New Phytologist, **49**, 213, 1950.
Harley J. L., McCready C. C. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. The new Phytologist, **49**, 388, 1950.
Kramer P. J. Effects of respiration inhibitors on accumulation of radioactive phosphorus by roots of loblolly pine. Plant Physiology, **26**, 30, 1951.
Kramer P. J. and Wilbur K. M. Absorbtion of radioactive phosphorus by mycorrhizal roots of pine. Science, **110**, 8, 1949.
Melin E. and Nilson H. Transfer of radioactive phosphorus to pine seedling by means of mycorrhizae hiphae. Phys. Plantarum, **3**, 88, 1950.
Rogers D. P. Mycorrhizal association. Garden, **1**, 147, 1951.
Travaux suédois récents sur les mycorrhizes des arbres. Annal. Biol., **26**, 313, 1950.
Wirken T., Keller H. G., Schelling C. L., Stöckli A. Über die Verwendung von Mycelsuspensionen als Impfmaterial in Wachstumsversuchen mit Pilzen. Experenta, VII, fask. 6, 237, 1951.

МАТЕРИАЛЫ К ИСТОРИИ ТЕХНИЧЕСКОЙ МИКРОБИОЛОГИИ В СССР

МИКРОБИОЛОГИЯ В ХЛЕБОПЕЧЕНИИ

И. Л. Работнова

На поверхности зерна хлебных злаков имеется богатая микрофлора, при размоле попадающая в муку. Мука высших сортов получается из внутренних частей зерна и содержит меньше микроорганизмов, чем мука, содержащая поверхностные части зерна.

При приготовлении хлеба в тесте создаются условия для пышного развития микрофлоры. Обычно тесто при стоянии закисает и разрыхляется в результате газообразования развившихся микроорганизмов. В тесте происходит комбинированное брожение: молочнокислое и спиртовое. Хлеб можно приготовить только при условии, если тесто будет разрыхлено. С глубокой древности люди научились обогащать тесто соответствующими микроорганизмами, добавляя в свежее тесто небольшое количество старого, богатого дрожжами и бактериями.

Микробиологические исследования хлебных заквасок начались в СССР давно. Еще в 1917 г. вышла в свет популярная книжка Омелянского «Хлеб, его приготовление и свойства», где он описал историю хлебопечения с древних времен и осветил современное ему состояние этого вопроса. Кроме того, он подробно проанализировал имеющуюся литературу по микробиологии хлебопечения (в основном иностранную) в обзорной статье «Брожение теста и приготовление хлеба» (1917). В 1924 г. им опубликована и собственная экспериментальная статья, положившая начало советским исследованиям в области хлебопечения.

Омелянский изучал микрофлору ржаного теста. Он выделил и детально изучил две палочки, относящиеся, повидимому, к гетероферментативным молочнокислым бактериям. Эти палочки отличались исключительно энергичным газообразованием и были способны поднимать тесто без участия дрожжей. Однако Омелянский отмечает, что они не выносят большой кислотности и в кислых заквасках их часто не бывает. Можно приготовить хлеб на чистых культурах этих бактерий, но у него особый пресный вкус.

Затем исследования Омелянского по ржаным закваскам продолжал Селибер с сотрудниками (1934, 1924а, 1933, 1939). Ими было обследовано большое количество заквасок для ржаного теста ленинградских хлебозаводов. Выяснено, что микрофлора заквасок состоит из дрожжей и бактерий.

В ржаных заквасках встречаются специфические расы дрожжей, близкие к Saccharomyces cerevisiae, и мелкие, не образующие спор дрожжи, а также пленчатые дрожжи, являющиеся по существу загрязнением заквасок. Обе первые разновидности дрожжей вызывают подъем теста.

Выделенные им бактерии (52 культуры) Селибер делит на 6 типов. Из них 5 принадлежат к группе гетероферментативных молочнокислых. Большинство из них являются постоянными обитателями заквасок и специфичны для теста. Они образуют кислоты — молочную и летучие, а также газ. Некоторые виды могут поднять тесто и без дрожжей.

Чаще всего встречаются бактерии двух типов: А и В. Бактерии группы А — это Streptobacterium plantarum. Они образуют главным образом молочную кислоту. Бактерии группы В близки к Betabacterium. Они образуют больше летучих кислот и газ. Встречаются в тесте и грамотрицательные бактерии, близкие к Bact. coli (Bact. levans), которые выделяются только при посеве теста на МПБ; авторы полагают, что в тесте этих бактерий мало.

Ржаные закваски изучались также Николаевым (1932, 1932а, 1933, 1937). Он изучал микрофлору образцов заквасок, полученных из различных районов СССР. Он считает, что в ржаной закваске обитают специфические дрожжи, названные им Saccharomyces panis fermentati. Это неспорообразующие дрожжи. Наряду с ними встречаются и особые хлебные расы Sacch. cerevisiae. При исследовании бактериальной микрофлоры Николаев нашел несколько разновидностей гетероферментативных молочнокислых бактерий, образующих молочную кислоту как главный продукт, а также немного уксусной кислоты и CO_2. Николаев различает 3 типа бактерий теста, названных им α, β и γ.

Микрофлора ржаного теста изучалась и многими другими микробиологами (Пасвик, 1923; Бургвиц и Пономарева, 1935; Палладина, Карасева и Креслинг, 1932; Макарова — см. статью Маслова, Чижовой, Запениной, 1939; Евлахова, 1935; Ратнер и Канель, 1951, и др.).

Все исследователи приходят к заключению, что в тесте имеется довольно устойчивый комплекс микроорганизмов, специфических для теста. В этот комплекс входит несколько разновидностей гетероферментативных молочнокислых бактерий. Разные авторы дают им различные наименования и единой номенклатуры бактерий теста пока еще нет. Бактерии образуют кислоты, в основном молочную, и небольшое количество летучих кислот. Кислотность теста является необходимым условием для образования структурного мякиша хлеба. Некоторые разновидности бактерий образуют углекислоту, которая принимает участие в разрыхлении хлеба. Кроме того, бактерии образуют ароматические вещества, придающие хлебу приятный вкус и аромат.

Бактерии обладают протеиназами и воздействуют на белки муки, увеличивая количество воднорастворимых форм азота (Юргенсон, 1951).

В ржаной муке содержатся слизеобразующие вещества, обуславливающие вязкость теста. По химическому составу — это пентозаны.

Канель (1951а) были выделены бактерии из ржаных заквасок, гидролизующие слизи. Таким образом, бактериальная микрофлора муки оказывает сложное воздействие на тесто, еще мало изученное, но имеющее большое значение для качества хлеба.

Интересно отметить, что применение гомоферментативных молочнокислых бактерий не оказывает того благоприятного действия, которое оказывают специфические для теста гетероферментативные бактерии.

Дрожжи, всегда встречающиеся в ржаном тесте, также представлены специфическими разновидностями. Это — дрожжи, которые различные авторы относят к Sacch. cerevisiae, но особые хлебные расы, Sacch. minor — мелкие дрожжи и затем неспорообразующие мелкие дрожжи Sacch. panis fermentati.

Количество дрожжей в тесте всегда значительно меньше чем количество бактерий. По данным ряда авторов, на одну дрожжевую клетку приходится от 50 до 80 бактериальных клеток.

Несмотря на большое число исследований, следует признать, что до сих пор микробиологи не овладели полностью микрофлорой ржаного теста. До сих пор еще не подобраны такие искусственные комбинации разных культур, которые были бы устойчивы в тесте и обеспечили бы постоянство его микрофлоры.

В Ленинграде в течение ряда лет на хлебозаводах применяют чистые культуры бактерий, выделенные из теста (Тульчинский, 1938а). Это

бактерии А и В по номенклатуре Селибера. Они вносятся в соотношении 1 : 2 при приготовлении закваски. Введение чистых культур осуществляется не часто, только в разводочный цикл, а затем закваску длительное время, до 2—3 месяцев, поддерживают, постоянно освежая ее новыми порциями муки. Ратнер и Канель (1951) специально исследовали, насколько прочно закрепляется в закваске внесенный в нее комплекс культур. Оказалось, что при введении закваски таким образом, как это делается по ленинградской схеме, только в первые 3—4 дня можно констатировать наличие внесенных бактерий — они дают хлеб более высоких вкусовых качеств, содержат меньше летучих кислот, чем спонтанные закваски [1]. Затем спонтанная микрофлора муки берет верх над внесенными культурами и качество хлеба перестает отличаться от качества контрольного хлеба, приготовленного на спонтанной закваске.

Спонтанные закваски представляют ряд неудобств — всегда возможны отклонения от нормального хода брожения, могут быть срывы, не поддающиеся объяснению, нельзя точно регулировать производство. Однако до сих пор даже на самых совершенных хлебозаводах для выпечки ржаного хлеба пользуются спонтанными, самопроизвольными заквасками.

Для того чтобы подавить собственную микрофлору теста и размножить в нем те бактерии, которые обладают желательными качествами, нужно внести в тесто сразу большее количество чистой культуры. Исследования в этом направлении проводилось Разумовым (1942) и Ратнер (1951). Авторы разработали методы получения прессованных молочнокислых бактерий. Бактерии, выделенные из закваски и обладающие хорошими хлебопекарными качествами, выращиваются на мелассе, а затем центрифугируются и получается отпрессованная масса, аналогичная прессованной дрожжами. Однако эта работа пока находится на стадии эксперимента.

Интересно, что бесспоровая микрофлора теста сохраняется и в печеном хлебе, несмотря на то, что при выпечке хлеб весь прогревается до значительной температуры. Непосредственный посев из хлеба обычно не дает роста на обычных твердых средах (Ратнер и Фалунин, 1944). Однако если хлеб размочить и выдержать 8—10 час. при 37—47°, то в нем обнаруживаются молочнокислые бактерии и дрожжи. Очевидно, под защитным действием коллоидов хлеба бесспоровые микроорганизмы могут переносить значительное нагревание. Таким образом, печеный хлеб может служить источником микрофлоры для приготовления закваски. Это может быть использовано и практически, например для хлебопечения в полевых условиях, когда негде взять закваску.

* * *

Пшеничный хлеб может выпекаться двумя способами: на дрожжах и на заквасках.

Дрожжи издавна начали применяться в хлебопечении, и теперь хлебопекарная промышленность широко применяет прессованные хлебопекарные дрожжи.

Однако наряду с этим пшеничный хлеб до сих пор часто выпекают и на заквасках. Микрофлора самопроизвольных пшеничных заквасок неоднократно изучалась микробиологами (Христюк, 1929; Николаев,

[1] По данным Тульчинского (1938), вкусовая кислотность хлеба зависит не столько от общего количества кислоты, сколько от соотношения молочной и летучих кислот. Понижение количества летучих кислот улучшает вкусовые качества.

1933; Селибер, 1937; Шафирьян, 1938, и др.). При этом выяснилось, что в пшеничной закваске встречаются те же молочнокислые бактерии, что и в ржаных заквасках. В пшеничном тесте также устанавливается устойчивый комплекс дрожжей и бактерий и принципиальных отличий между микрофлорой ржаного и пшеничного хлеба нет, но соотношение дрожжей и бактерий в пшеничном тесте иное, чем в ржаном.

Между дрожжами и бактериями устанавливаются симбиотические взаимоотношения. Бактерии создают условия элективности для дрожжей, подкисляя среду, а дрожжи, как можно думать, содействуют развитию бактерий, снабжая их витаминами или органическими формами азота, освобождающимися в результате автолиза отмерших клеток.

Сущность симбиотических взаимоотношений между дрожжами и бактериями еще мало изучена. Ковровцева (1939) обнаружила необычайное явление, до сих пор еще не привлекшее к себе внимания: наблюдая за взаимоотношениями Betabacterium и Str. plantarum с дрожжами в закваске, она обнаружила, что бактерии внедряются в дрожжевые клетки и разрушают их. Количественный учет дрожжей действительно показывает уменьшение их числа.

Симбиотические культуры оказывают особенно благоприятное действие на качество хлеба, что неоднократно отмечалось многими исследователями. Считается, что некоторые летучие продукты, выделяемые бактериями, например ацетил-метил-карбинол, придают хлебу особый аромат, какого не бывает у хлеба, выпеченного на прессованных дрожжах. У хлеба на закваске или, как теперь называют, на «жидких дрожжах» pH приблизительно на единицу ниже, чем у хлеба, выпеченного на дрожжах. Это также оказывает благоприятное действие на хлебопекарные качества муки. И, наконец, молочнокислые бактерии производят некоторый протеолиз пшеничной муки (Тульчинский, 1950).

Хлеб, выпеченный на прессованных дрожжах, имеет следующие недостатки по сравнению с хлебом, выпеченным на жидких дрожжах: 1) худшая сохраняемость; этот хлеб легче заболевает картофельной болезнью (Bact. mesentericus), чем более кислый хлеб на жидких дрожжах; 2) быстрее черствеет. Хлеб, приготовленный на закваске, не болеет картофельной болезнью, более вкусный и ароматный.

В результате того, что было установлено преимущество применения заквасок перед прессованными дрожжами, возрос интерес к заквaскам. В Москве и Ленинграде были развернуты работы по изучению и разработке схемы приготовления так называемых «жидких дрожжей».

В Москве особенно большая работа по внедрению жидких дрожжей в производство проведена Островским (1943) (работы проводились в 30-е годы). Им впервые предложено применение Bact. Delbrückii для предварительного подкисления закваски. Эта мысль оказалась весьма удачной. Bact. Delbrückii очень быстро развивается в слегка осахаренной солодом мучной заварке. Заквашивание ведется при 48—50°, что создает элективные условия и препятствует накоплению спонтанной микрофлоры.

После того как заварка подкислена до нужной степени, она разводится водой и в нее вносятся дрожжи. После этого деятельность бактерий замедляется вследствие более низкой температуры.

Интересно отметить, что в пшеничном тесте замена спонтанной микрофлоры, состоящей из различных гетероферментативных бактерий, на гомоферментативные — Bact. Delbrückii не привела к ухудшению качества хлеба, и жидкие дрожжи с применением Bact. Delbrückii имеют в Москве широкое распространение.

Дрожжами, нашедшими широкое применение при приготовлении жидких дрожжей, является так называемая 21 ростовская раса, выделенная Островским и Чеботаревой в Ростове-на-Дону из закваски и описанная Ситниковым в 1935 г. Эти дрожжи принадлежат к виду Sacch.

cerevisiae [2] и обладают рядом технических достоинств. Кроме расы 21, применяется и еще ряд зарекомендовавших себя хлебопекарных дрожжей, выделенных различными авторами в последние годы.

В Ленинграде также велись работы по разработке рациональных схем ведения жидких дрожжей. Плотников и Шутов (1940) разработали схемы, исходящие из народных способов. Они применяли Sacch. cerevisiae, выделенные из заквасок, и молочнокислые гетероферментативные бактерии, также выделенные из заквасок, относящиеся к группам А и В Селибера.

Жидкие дрожжи Островского имеют то несомненное преимущество, что в них можно до известной степени регулировать подкисление и избежать перекисания, так как спонтанная микрофлора в закваске угнетена вследствие развития Bact. Delbrückii, которая ведется при высокой температуре, а деятельность Bact. Delbrückii может быть, когда нужно, значительно замедлена при понижении температуры.

При приготовлении же жидких дрожжей на бактериях, не выносящих высокой температуры и продолжающих свою работу все время, возникает опасность чрезмерного перекисания. В таких случаях прибегают к специальным мерам для угнетения молочнокислых бактерий. Например, добавляют отвар из хмеля, подобно тому, как это делается в пивоварении. Экстрактивные вещества хмеля угнетают молочнокислые бактерии, но почти не действуют на жизнедеятельность дрожжей.

Схема приготовления жидких дрожжей Островского подвергалась дальнейшей разработке в исследованиях Канель и Ратнер (1944), Канель (1951), Канель и Соловьевой (1951). Авторы нашли, что экономичнее применять сильно разбавленные заторы для приготовления дрожжей. По схеме Островского жидкие дрожжи готовятся на 20—25%-ном затоpe, в то время как возможно вести дрожжи и на 7,5%-ном заторе. Чем разбавленнее затор, тем меньше потери на брожение.

Так как с более разбавленным затором в тесто попадает лишь очень небольшое количество муки, то пшеничная мука может быть заменена другим сырьем, на котором можно получить более активные дрожжи. При испытании различных материалов Канель нашла, что на картофеле дрожжи получаются вдвое активнее; следовательно, их можно брать вдвое меньше.

Кроме того, на пшеничной муке дрожжи могут быть активированы дополнительным азотистым питанием в виде сульфата аммония.

Жидкие дрожжи имеют еще и то преимущество, что на них может быть получен нормальный хлеб из дефектной муки, например из муки из проросшего зерна (Мишустин и Мирзоева, 1936) или пораженного клопом-черепашкой.

Бесспоровая микрофлора в готовом хлебе при хранении себя никак не проявляет. Однако в хлебе могут сохраниться споровые бактерии, которые в некоторых случаях могут встречаться на поверхности зерна в большом количестве. Это преимущественно бывает Bac. mesentericus.

При благоприятных условиях, а именно при хранении пшеничного хлеба в тепле, Bac. mesentericus может размножиться и вызвать так называемую «картофельную болезнь» хлеба. Она проявляется в ослизнении мякиша. Он делается тягучим и приобретает отвратительный специфический вкус и запах. Алеев и Ратнер (1950) указывают, что возбудителем заболевания может быть не только Bac. mesentericus, но и Bac. subtilis, Bac. mycoides, Bac. megatherium. Все эти бактерии чувствительны к кислой реакции. Обычно белый хлеб, приготовленный на жидких дрожжах, как более кислый, не подвергается заболеванию.

---

[2] По данным В. И. Кудрявцева Sacch. boyanus.

Ржаной хлеб благодаря своей значительной кислотности также обычно не подвергается бактериальным заболеваниям. Он может только плесневеть снаружи. Мерами борьбы является стерилизация снаружи, а также добавление в хлеб консервантов, предотвращающих развитие плесневых грибов. Такими консервантами являются бензойная, пропионовая и муравьиная кислоты (Алеев и Ратнер, 1950).

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Биолого-почвенный научно-исследовательский
институт

Получено 19. IV. 1953 г.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Б. С. и Ратнер М. И. Микробиология зерна, муки, хлеба и кондитерских продуктов. М., 1950.
Бургвиц Г. К. и Пономарева З. И. Дрожжи ржаного теста Saccharomyces minor. Сб. раб. опытн. лаб. Ленингр. треста хлебопечения, вып. II, 20, 1935.
Евлахова А. А. К характеристике некоторых микроорганизмов из керченских жидких дрожжей. Сб. работ опытн. лаб. Ленингр. треста хлебопечения, вып. II, 29, 1935.
Канель Э. С. Способы улучшения подъемной силы жидких хлебопекарных дрожжей. Тр. Всес. научно-иссл. ин-та хлебопек. пром-сти (ВНИИХП), стр. 76, 1951.
Канель Э. С. Разложение слизей ржаной муки бактериальным ферментом. Тр. ВНИИХП, стр. 85, 1951а.
Канель Э. С., Ратнер М. И. Применение новых видов сырья для приготовления жидких дрожжей. Пищевая пром-сть. СССР, вып. 10, 27, 1944.
Канель Э. С. и Соловьева А. А. Потери муки в процессе приготовления жидких дрожжей. Тр. ВНИИХП, стр. 78, 1951.
Ковровцева С. А. Взаимодействие между дрожжами и молочнокислыми бактериями при совместной культуре. Микробиология, VIII, 797, 1939.
Маслов И. П., Чижова К. Н. и Запенина Н. В. Контроль качества ржаных заквасок, М., 1939.
Мишустин Е. Н., Мирзоева В. А. Применение культур молочнокислых бактерий в целях улучшения хлебопекарных качеств муки из проросшего зерна. Микробиология, V, 855, 1936.
Николаев В. А. К микробиологии хлебных заквасок. Тр. ВНИИХП, вып. 1, 1932.
Николаев В. А. О комбинированном брожении теста. Сов. мукомолье и хлебопечение, № 2, 1932а.
Николаев В. А. I. К морфологии и физиологии бактерий теста. II. Применение чистых культур молочнокислых бактерий в брожении пшеничного теста. Сб. работ отд. микробиол. и биохимии ВНИИХП, вып. V, 1933.
Николаев В. А. Дрожжевая микрофлора хлебных заквасок, М., 1937.
Омелянский В. Л. Брожение теста и приготовление хлеба. Журн. микробиологии, IV, вып. 3, 1917.
Омелянский В. Л. О самопроизвольном брожении теста. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, VIII, 207, 1924.
Омелянский В. Л. Хлеб, его приготовление и свойства. 1-е изд. 1917, Л., 2-е изд., 1924.
Островский В. Л. Жидкие хлебные закваски и жидкие дрожжи (их приготовление и применение). М., 1943.
Палладина Н. В., Карасева А. И. и Креслинг Е. К. Применение чистых культур дрожжей и молочнокислых бактерий при брожении ржаного теста. Тр. Центр. научно-иссл. биохим. ин-та пищевой и вкусовой пром-сти, 1, вып. 7, 1932.
Пасвик М. А. К вопросу о брожении кислого теста. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, VI, 82, 1923.
Плотников П. М. и Шутов М. А. Пшеничные закваски. Тр. Центр. Лаб. Ленингр. треста хлебопечения, вып. IV, 1940.
Разумов С. С. Прессованные молочнокислые бактерии. Отчет о научн. работе ВНИИХП за 1940 г., стр. 109, 1942.
Ратнер М. И. Стимуляторы дрожжевого брожения. Отчет о научно-иссл. работах ВНИИХП за 1940 г., стр. 121, 1942.
Ратнер М. И. Разработка технологии приготовления прессованных молочнокислых бактерий и выпечка на них ржаного хлеба. Тр. ВНИИХП, стр. 93, 1951.
Ратнер М. И. и Канель Э. С. Изучение технологии и микробиологии ржаного теста. Тр. ВНИИХП, стр. 81, 1951.
Ратнер М. И. и Соловьева А. А. Исследования микробиологических основ приготовления красного ржаного солода и выявление роли микрофлоры в процессах приготовления красного ржаного солода. Тр. ВНИИХП, стр. 83, 1951.

Ратнер М. И. и Таурок А. Л. Сухие закваски на чистых культурах молочнокислых бактерий. Отчет о научно-иссл. работах ВНИИХП за 1940 г., стр. 114, 1942.
Ратнер М. И. и Фалунин З. Ф. Ускоренный метод выведения закваски, Пищев. пром-сть СССР, № 7—8, 51, 1944.
Рябченко И. М. К вопросу выпечки хлеба на жидких культурных дрожжах на краснодарском хлебозаводе. Тр. Сев.-Кавк. ин-та спец. технич. культур, 1, 134, 1932.
Селибер Г. Л. Приготовление пшеничного хлеба на чистых культурах дрожжей и на дрожжах с прибавлением чистых культур молочнокислых бактерий. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, XX, вып. 3, 1937.
Селибер Г. Л. Микроорганизмы брожения кислого теста. Микробиология, VIII, 463, 1939.
Селибер Г. Л. и Бовшик Г. А. Подъем теста под влиянием чистых культур дрожжей. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, X, 51, 1924а.
Селибер Г. Л., Бычковская А., Вольфсон И. 1. Микроорганизмы заквасок кислого теста. 2. Приготовление заквасок из чистых культур бактерий и дрожжей. Тр. Всес. ин-та с.-х. микробиол., V, 2, 1933.
Селибер Г. и Седых А. Бактериоскопические наблюдения над хлебными заквасками. 1. О количестве дрожжей и отношении между ними и бактериями в заквасках. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, IX, 99, 1924.
Тульчинский М. Н. О зависимости между вкусовой, активной, общей кислотностью и химическим составом в ржаном хлебе. Биохимия, 3, 640, 1938.
Тульчинский М. Н. Протеолиз пшеничной муки молочнокислыми бактериями теста. Микробиология, XIX, 434, 1950.
Тульчинский М. Н., Шмидт З. И., Скалон И. С. Бактерии кислого теста. Тр. центр. лаб. Ленингр. треста хлебопечения, III, 1, 1938а.
Шафирьян С. А. Изучение микрофлоры и химического состава бараночных притворок. Микробиология, VII, вып. 7, 1938.
Юргенсон М. П. Изучение роли кислотообразующих бактерий при приготовлении ржаного хлеба. Тр. ВНИИХП, стр. 88, 1951.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

А. А. Имшенецкий. **Микробиология целлюлозы.** Издательство АН СССР, 438 стр., 1953.

В монографической работе А. А. Имшенецкого «Микробиология целлюлозы», изданной Академией наук СССР, дана обобщающая сводка литературы, посвященной микроорганизмам, разлагающим клетчатку, и подытожены результаты собственных исследований автора за пятнадцатилетний период времени.

Как известно, рассматриваемая в книге А. А. Имшенецкого группа микроорганизмов имеет огромное значение в природе и ряде отраслей промышленности. В виде растительных остатков огромные запасы целлюлозы попадают в почву и их превращение связано со столь фундаментальными процессами, определяющими почвенное плодородие, как образование перегноя, создание почвенной структуры и обогащение почвенного слоя углекислым газом.

Не меньшее значение целлюлозные микроорганизмы имеют при созревании навоза, окультуривании торфяных почв, формировании грунтов водоемов и т. д.

Микроорганизмы, разлагающие клетчатку, играют большую роль в ассимиляции целлюлозы кормов высшими и низшими представителями животного царства. Лишь некоторые беспозвоночные животные имеют фермент целлюлазу. У подавляющего же большинства животных в кишечном тракте клетчатка перерабатывается бактериями-симбионтами, и только благодаря этому она становится доступной организму.

Брожение целлюлозы перспективно для его использования в технике. Для этого процесса может быть использовано дешевое сырье, а подчас отходы, и в результате может быть получено значительное количество этилового спирта, жирных летучих кислот и молочной кислоты.

Микроорганизмы, разлагающие клетчатку, в значительной мере повинны в образовании горючих газов, получающихся в метантэнках, иле и т. д.

Нередко разбираемая нами группа микроорганизмов приносит большой вред, вызывая разрушение промышленных целлюлозных материалов. Разлагающие клетчатку микроорганизмы портят изоляцию кабелей и проводов, подчас довольно быстро приводят в негодность рыболовные сети и канаты, повреждают текстильные изделия, разрушают бумагу, толь и картон. Целлюлозоразрушающие микробы способны обесценивать древесину как строительный материал и разрушать дома и служебные помещения.

Все отмеченное в свое время привело известного микробиолога В. А. Омелянского к заключению, что разложение целлюлозы микроорганизмами является «едва ли не колоссальнейшим процессом из всех естественных процессов». Выдающийся советский геохимик В. И. Вернадский, говоря о продукции почвой углекислого газа, образующегося при распаде растительных остатков и главным образом целлюлозы, писал, что дыхание почвы играет огромную роль в круговороте углекислоты на земном шаре.

Целлюлозоразрушающим микроорганизмам посвящена огромная литература, но до сих пор на русском языке не было опубликовано обобщающих монографий, знакомящих читателя с достижениями в отмеченной области знания. Практически отсутствуют также сколь-либо основательные сводки и в иностранной литературе. Исключением является лишь книга Сиу (Siou), опубликованная во Франции в 1951 г. Однако она написана автором, не имеющим значительного личного опыта в работе с разлагающими целлюлозу микроорганизмами, и это отрицательно сказалось на качестве отмеченного труда.

Монография Имшенецкого выгодно отличается тем, что при ее составлении автор в основном базировался на личном опыте. Он и его сотрудники значительный период времени изучали биологические особенности разных групп целлюлозных микроорганизмов, их систематическое положение и роль в ряде производственно интересных процессов. В этих работах были детально исследованы разнообразные разрушающие клетчатку миксобактерии, вибрионы и бациллы, изучена методика культивирования этих микробов, их физиология и установлен биохимизм микробного превращения клетчатки. Как известно, последний в ряде случаев трактовался далеко неодинаково. Так, например, существовало мнение, что некоторые микробы гидролизуют клетчатку, другие же микробы, как Cytophaga, вызывают ее окисление. При последнем процессе целлюлоза превращается якобы в вязкую массу — оксицеллюлозу.

Имшенецким была доказана ошибочность последнего представления. Оказалось, что слизь, принимавшаяся за оксицеллюлозу, на самом деле представляет собой продукт синтетической деятельности бактериальной клетки, а не окисления клетчатки.

Последняя же подвергается обычному гидролитическому расщеплению. Только что отмеченный момент заставил пересмотреть представления С. Н. Виноградского о механизме синтеза перегноя целлюлозоразлагающими микроорганизмами.

Имшенецким был детально изучен процесс разложения клетчатки бактериями и наглядно показано, что бактериальная целлюлаза является экзоферментом. Однако, в отличие от других гидролиз, она в значительной мере связана с клеткой микроба. Целлюлаза в очень небольшой степени диффундирует в окружающую среду, и поэтому волокна целлюлозы гидролизуются лишь в том случае, если на их поверхности развиваются бактерии. В этом состоит одно из существенных отличий между целлюлазой и другими ферментами, например бактериальной амилазой, которая накапливается в питательной среде, где развиваются соответствующие микроорганизмы.

Несомненный интерес представляют наблюдения автора монографии над симбиотическими взаимоотношениями некоторых групп целлюлозоразрушающих микроорганизмов с аэробным азотофиксатором Azotobacter chroococcum.

Под руководством Имшенецкого была выполнена значительная серия исследований по использованию термофильных целлюлозоразрушающих микроорганизмов в бродильной технике. Он с сотрудниками изучал разрушение изоляции кабелей и проводов и рыболовных сетей и канатов, бумажных изделий и других изделий из клетчатки. Для ряда случаев были рекомендованы эффективные меры, предупреждающие пороки.

Таким образом, сделанный нами краткий обзор показывает, что личный опыт Имшенецкого в работе с целлюлозоразрушающими микроорганизмами весьма велик, и это несомненно увеличило ценность изданной монографии.

Следует отметить, что книга изложена очень хорошо и легко читается. Восприятие текста облегчается большим количеством рисунков, бо́льшая часть их представлена оригиналами и хорошо выполнена.

Кратко остановимся на структуре монографии. Ее содержание может быть разбито на следующие основные части:

1. Предисловие и введение	11 стр.
2. Аэробные целлюлозные микробы (методы исследования, морфология, систематика и физиология) около	158 »
3. Анаэробные целлюлозные микробы (методы исследования, термофильные и мезофильные микробы, их систематика и физиология)	99 »
4. Распространение целлюлозных микробов (почва, вода, грунты водоемов и т. д.)	31 »
5. Симбиоз целлюлозных бактерий с другими организмами (бактериями, простейшими, моллюсками, ракообразными и насекомыми)	56 »
6. Целлюлозные бактерии в пищеварительном тракте животных и человека	20 »
7. Практическое значение микроорганизмов, разлагающих клетчатку (термофильное брожение клетчатки, разрушение промышленных целлюлозных материалов, методы консервирования целлюлозных материалов)	32 »
8. Заключение	10 »
9. Список литературы	22 »
Всего	439 стр.

Как следует из сообщенного материала, около 258 стр. (58,8%) относится к описанию особенностей целлюлозных микробов, 46 стр. (24,2%) — к их экологии и анализу взаимоотношений с другими живыми существами и 35 стр. (7,9%) — к выяснению роли микробов, разрушающих клетчатку в технике. Объем остальных 10% монографии составляют введение, заключение и список литературы.

Произведенный статистический подсчет показывает, что книга Имшенецкого написана в биологическом аспекте и, конечно, будет наиболее интересна для микробиологов. С нашей точки зрения, расширение технического раздела монографии было бы несомненно полезно и увеличило бы круг ее читателей. Вызывает некоторое сожаление то, что автор воздержался от рассмотрения патентов на использование целлюлозных микроорганизмов в бродильной промышленности и предупреждение пороков микробиологического характера у некоторых целлюлозных материалов.

В книге совершенно не рассмотрены также грибы, разрушающие клетчатку. Автор ограничился разбором лишь бактерий и актиномицетов, разлагающих целлюлозу. Между тем в экономике природы и в технике целлюлозоразрушающие грибы играют огромную роль. Правда, может быть сделано возражение, что грибы составляют специфическую группу живых существ и анализ их форм, разлагающих клетчатку, сильно увеличил бы объем монографии. Тем не менее, если подобное расширение книги казалось автору нерациональным, то общее представление о целлюлозных грибах он все же должен был дать.

К более мелким недочетам монографии, по нашему мнению, может быть отнесено нижеследующее:

1. В разделе «Химия целлюлозы (стр. 12—16) следовало бы привести структурные формулы, рисующие ее строение. Без этого для читателя затрудняется представление о процессе разрушения клетчатки микроорганизмами.

2. Вряд ли можно считать удачным родовое название «Sporocytophaga» для форм Cytophaga, дающих микроцисты. Как указывает и сам А. А. Имшенецкий, лучше было бы ввести наименование Microcystocytophaga или более короткое Cystocytophaga.

3. Говоря о распространении микробов, А. А. Имшенецкий указывает, что географический фактор в данном явлении не может претендовать на самостоятельное значение. Экологические моменты здесь, по его мнению, играют бóльшую роль, чем географические. В качестве примера он указывает на то, что такие бактерии, как Bac. mycoides и Bac. subtilis, распространены в почвах повсеместно (стр. 268).

Это положение Имшенецкого вряд ли может быть принято. Хотя микроорганизмы и имеют значительно более широкий ареал распространения по сравнению с высшими существами, однако зона наиболее энергичного их размножения все же ограничена. Так, Bac. mycoides в больших количествах встречается лишь в подзолистых почвах, а Bac. subtilis в каштановых почвах и подзолах. Аналогичные факты могут быть указаны и для других микроорганизмов.

4. Относительная роль отдельных групп микроорганизмов, разрушающих клетчатку, резко меняется в отдельные периоды года, в одной и той же почве. Так, весной обычно доминируют целлюлозоразрушающие бактерии, к осени же они вытесняются грибами. Это положение наблюдается в весьма различных почвах. Поэтому утверждение А. А. Имшенецкого, что по мере продвижения с севера к югу роль бактерий в разрушении целлюлозы уменьшается, а значение грибов возрастает, нам представляется не отвечающим имеющимся фактам.

5. В ряде разделов методические указания по работе с целлюлозными микробами даны в столь общей форме, что ими трудно пользоваться при работе. Приведем несколько примеров. Так, на стр. 23 в разделе «Среды с целлюлозными декстринами» указывается на возможность использования этих сред для выращивания микробов, разрушающих клетчатку, но прописи сред не приведены. На стр. 18 отмечается целесообразность культивирования целлюлозных микробов на растительных остатках. Из последних лигнин советуют удалять соответствующей (?) обработкой. Конечно, нужно было привести в книге точное описание этой операции.

В методических указаниях некоторые места могут быть приняты без дополнительных разъяснений как противоречия. Так, на стр. 21 дается совет для агаризации жидких сред брать 0,7—1,0% агар-агара, а на стр. 24 его содержание повышается до 1,5—2,0%, т. е. в два раза. Нужно было бы указать, что повышенная дозировка агара берется для сред, используемых при поверхностном посеве.

6. Кое-где в книге имеются плохо отредактированные места. Так, например, на стр. 132 автор пишет, что целлюлозные бактерии «со свойственной им легкостью» разрушают волокна льна.

Можно упрекнуть автора в том, что некоторые рисунки (как № 100) не только не разъяснены в тексте, но даже не упомянуты в нем.

7. Литературный указатель в монографии составлен хорошо, но в нем все же имеются некоторые пропуски. К примеру можно указать статьи G. Fähraus (An. of Agric Coll. of Sweden **16**, 159),) H. Katznelson (Soil Science, 68, 229, 1949), F. Glark (Advances in Agronomy, **1**, 241, 1949).

Конечно, к каждому столь капитальному труду, как книга Имшенецкого, может быть всегда предъявлено большее или меньшее число претензий. Наличие некоторых упущений ни в коей мере не снижает общей высокой оценки, которой заслуживает выпущенный труд. Исследователи, работающие в различных областях общей и прикладной микробиологии, получили ценное руководство, которое будет служить им настольной книгой.

Е. Н. Мишустин

М. В. Горленко. **Болезни растений и внешняя среда.** Изд. Московского общества испытателей природы, 119 стр., 1950.

В 1950 г. Московским обществом испытателей природы издана книга проф. М. В. Горленко под указанным выше заглавием. Книга, как показывает ее название, написана на очень важную тему.

Цель книги, по определению самого автора, состоит в том, чтобы «показать влияние внешней среды на взаимоотношения хозяина и паразита. В ней делается попытка разобрать в этом направлении некоторые общие вопросы фитопатологии, а также развитие ряда конкретных заболеваний».

Однако в действительности вопросам влияния внешней среды в книге уделяется значительно меньше внимания, чем второй части, т. е. описанию болезней. Бóльшая часть книги посвящена описанию биологических особенностей различных возбудителей бактериальных болезней растений, причем именно в этих главах влиянию внешних условий отводится весьма скромное место.

Книга, кроме краткого введения, состоит из 9 отдельных глав. К сожалению, не все главы книги написаны на должном научном уровне. Одни главы, как, например, глава «Почва как источник инфекций растений патогенными организмами» написаны в общем удачно. В указанной главе автор приводит большой фактический материал по вопросу о значении почвы для фитопатогенных бактерий, делает ряд правильных выводов. Однако другие главы рецензируемой книги содержат ряд положений и фактов, которые часто не соответствуют фактическому состоянию вопроса, и поэтому с ними нельзя согласиться.

Как специалист в области бактериальных болезней растений, я позволю себе остановиться только на тех местах книги, которые так или иначе связаны с этими вопросами.

Мы не оспариваем значения изменчивости бактерий, их эволюции и, в частности, эволюции фитопатогенных бактерий.

Однако пути этой эволюции, описанные автором, вызывают часто большие сомнения в смысле их правдоподобности.

Мы вообще не против обобщений в научных исследованиях, но стоим за правильные обобщения, подтвержденные не вызывающими сомнений экспериментальными данными. При этом в целях объективности мы настаиваем на том, чтобы не замалчивать различные противоречия, которые встречаются на пути обобщений, а, наоборот, выдвигать их и по возможности давать то или другое объяснение. При замалчивании же противоречий обобщения неизбежно будут легковесными и вследствие этого малоценными.

Глава «Происхождение и эволюция паразитизма фитопатогенных бактерий» главным образом состоит из таких противоречий. В этой главе, по нашему мнению, правильным является лишь утверждение автора о том, что нет резкой границы между паразитами и сапрофитами и что одни группы бактерий превращаются в другие. В литературе это положение известно очень давно. В этом направлении имеются работы отечественных и зарубежных исследователей в области фитопатологии.

Когда автор после общих замечаний переходит к разбору специальных примеров, то мы видим, что эти примеры или неверны, или базируются на сомнительных данных. Так, например, на стр. 35 автор утверждает, что «известно, что бактерии с ясно выраженными паразитическими свойствами попадают в растения через естественные ходы, причем часто это является единственным путем проникновения их в растения» (разрядка наша.— *В. И.*).

Так ли это на самом деле? Возбудитель бактериального рака томатов Aplanob. michiganense[1] является также узко специализированным паразитом и организмом с явно выраженными паразитическими свойствами. Однако, как это сейчас вполне доказано, он поражает растения исключительно только через ранения. К таким же паразитам можно отнести Bact. beticola (свекла), Bact. insidiosum (люцерна), а также повидимому, Bact. sepedonicum (картофель) и Bact. tracheiphilum (тыква). Все эти паразиты достаточно специализированы, и паразитические свойства их вполне ясно выражены, однако через устьицы они не проникают. Таких примеров можно привести еще много, но и этих вполне достаточно, чтобы видеть неправильность и непродуманность положений, приводимых автором.

Кроме того, является вопрос: что значит «единственным путем проникновения»? Значит ли это, что паразит не пройдет в растение через ранки, даже если для этого ему представится возможность, а, выражаясь образно, будет искать для проникновения естественные ходы, т. е. устьица гидатоды и др.? Так ли это? На самом деле среди возбудителей бактериозов мы даже не знаем таких, которые не могли бы проникнуть в растение через ранения.

Нам могут сказать, что это все мелочи. Нет, это очень важные и теоретически и практически вещи, настолько же, насколько важны положения, что человек сыпным тифом заражается через кровь, а холерный вибрион проникает через кишечник. То и другое имеет значение для выработки мер борьбы и предупреждения болезни.

Следующая недопустимая ошибка автора состоит в том, что он для объяснения некоторых свойств бактерий неправильно разделяет их на белых, флюоресцирующих и желтопигментных бактерий. Попытки разделения на такие группы были предприняты около 30—40 лет назад и в настоящее время такое деление бактерий слишком устарело, так как исходит из неправильных и случайных признаков бактерий. Благодаря этому в эти группы попало много неоднородных бактерий, которые сходны только по одному признаку цвета колоний.

Поэтому в главе «Происхождение и эволюция белых и флюоресцирующих» и следующей главе «Происхождение желтопигментных бактерий» имеется много различных ошибок. Автор объединяет белые фитопатогенные бактерии с флюоресцирующими и, основываясь на опытах Кублановской, считает, что «переход от Bact. fluorescens к Bact. carotovorum, происходящий в тканях растений, доказан экспериментально (разрядка наша.— *В. И.*).

---

[1] Нами везде приводится номенклатура бактерий автора книги, хотя в одном месте (стр. 21) автор называет Aplanobacter michiganense, а в другом тот же микроорганизм называет Bacterium (стр. 39).

Кублановская заражала корневища ириса Bact. fluorescens и после из гниющего ириса изолировала не флюоресцирующие бактерии, а другие, которые, по ее мнению, должны быть Bact. carotovorum. Однако постановка опытов Кублановской в методическом отношении нас не может удовлетворить, так как, во-первых, все было сделано без достаточной асептики и дезинфекции по отношению к корневищам ириса; во-вторых, в ее опытах перехода от Bact. fluorescens к Bact. carotovorum по существу никакого не было, так как, судя по рисункам, в работе Кублановской нефлюоресцирующие расы бактерий монотрихи, тогда как, по исследованиям подавляющего большинства различных авторов, Bact. carotovorum являются перитрихиальными микроорганизмами, свойство же выделения газа на некоторых сахарах могло быть временным, исчезающим при длительной культуре. Кроме того, в последнее время все более и более появляются работы, в которых указывается, что внутренние ткани растений у клубней корневищ и других частей не всегда бывают стерильны, а часто содержат в себе различные бактерии.

Таким образом, в лучшем случае нефлюоресцирующие бактерии Кублановской могли оказаться только расами или штаммами ее исходной культуры, потерявшими свойство флюоресценции, но вполне вероятно могло быть простое загрязнение исходной культуры посторонними бактериями, так как не было настоящей асептики при заражении растения.

Безусловно, в настоящее время все советские микробиологи не являются монофистами и знают, что бактериальные виды изменяются и эволюционизируют, но, с другой стороны, нельзя считать, что переходы от вида к виду могут совершаться так, как представляет себе автор книги, основываясь на методически неправильных или неправильно интерпретированных опытах. Более того, Bact. fluorescens и Bact. carotovorum это не разные виды одного и того же рода, но представители разных семейств и разных родов: Pseudomonas и Erwinia с различными признаками.

Голословными и совершенно недоказательными являются утверждения автора, что бактерии типа Bact. aroideae и Bact. phytophtorum в основном поражают подземные части растения, «на зеленые же части растения переходят только после того, как процесс питания на незеленых (подземных) частях растения становится невозможным» (стр. 38).

Необходимо напомнить, что процесс заражения и течение болезни клубней и стеблей идут непрерывно. Раз имеются зараженные клубни, то бактерии по сосудистым пучкам идут к стеблю, а не дожидаются, когда будут использованы все питательные вещества клубней. Уже один факт нахождения бактерий Bact. phytophtorum в сосудистых пучках зеленых стеблей одновременно с поражением клубней говорит против того, что эти бактерии поражают сначала незеленые подземные части растения. Такие взгляды автора не диалектичны, так как представляют себе процесс течения болезни в статической форме, но не в форме постоянно текучего и изменяющегося процесса.

Автор забывает даже собственные исследования, судя по которым, Bact. aroideae, очень близкие к Bact. phytophtorum, заражали листья и кочаны капусты; кроме того, по тем же опытам автора эти бактерии заражали картофель (клубни и стебли), томаты (плоды и стебли), редиску, репу, морковь, табак и подсолнечник (черешки листьев) и лук[2]. Судя по этим данным, нет никаких оснований, чтобы предполагать, что эти бактерии в основном заражают незеленые органы растений, наоборот, они широко используют для заражения все части растений.

Мало того, автор в подтверждение своей теории о том, что мало специализированные паразиты проходят в растения через ранения, утверждает, что бактерии типа Bact. tabacum (а следовательно, и Bact. tabacum) проникают в растения только через повреждения (стр. 38), тогда как в действительности как раз Bact. tabacum может проникать в растение через устьица, а также и через ранения. Более того, были даже определены факторы, способствующие прохождению этих бактерий через устьица, и указаны меры борьбы в зависимости от прохождения этих бактерий через устьица.

Глава «Происхождение желтопигментных фитопатогенных бактерий» также страдает большими противоречиями и часто неправильным освещением фактов. Автор говорит, что желтопигментные бактерии являются узко специализированными паразитами и что они при переходе к паразитированию на незеленые части растений могут терять пигмент, и как пример приводит Bact. sepedonicum, как бы не имеющий пигмента. В лучшем случае все это не доказано и часто притянуто произвольно. Bact. phaseoli как сосудистый паразит может быть и в сосудах корней, и он там все-таки продолжает быть желтопигментным, то же можно сказать и о желтопигментном Bact. michiganense. Bact. sepedonicum паразитирует не только в клубнях, но как сосудистый паразит проходит и в стебли, поэтому нельзя предполагать, что цвет колонии зависит от места паразитирования только потому, что бактерии паразитируют там или тут. С другой стороны, и Bact. michiganense иногда отщепляет белые и даже розовые расы, которые также могут поражать растения. Таким образом, изменение цвета колоний, повидимому, происходит не от места паразитирования бактерий, а от каких-то других факторов.

---

[2] Микробиология, XVI, вып. 4, 1947.

Нам могут возразить, что автор, говоря об изменении желтопигментных бактерий в белые, имеет в виду переход этих бактерий в эволюционно-филогенетическом аспекте, а не в онтогенетическом. Однако даже и в этом смысле наши возражения останутся в силе, т. е. желтопигментные бактерии могут быть и в подземных органах (корни фасоли и Bact. phaseoli). С другой стороны, Bact. sepedonicum паразитирует безусловно не только в клубнях, но и в стеблях.

В таблице или «схеме эволюции паразитизма» на стр. 40 также вкрались грубые ошибки. В этой схеме автор перепутал все современные представления о систематике фитопатогенных бактерий. Во-первых, автор путает и соединяет в одно белые и флюоресцирующие бактерии, заставляя их переходить от флюоресцирующих (Bact. fluorescens) к белым (Bact. carotovorum и Bact. phytophtorum), а потом вдруг автор опять переводит их в группу флюоресцирующих (Ps. citriputeale и Ps. lachrymans). Все это делается без всяких достаточных к тому оснований.

Нам могут возразить, что автор в своей схеме не задавался целью показать систематику фитопатогенных бактерий, а хотел указать на постепенное развитие специализации у бактерий. Такое возражение будет слишком наивным, так как, разрабатывая схему эволюции, нельзя не считаться с элементарными систематическими и родственными отношениями между организмами.

Все это не соответствует ни систематическим выводам, ни экспериментальным данным и только запутает читателя, особенно молодого, во всяком случае не даст ему правильного и научного представления об эволюции возбудителей бактериозов растений.

Положения, высказанные автором о происхождении и эволюции бактерий, вызывающих у растений клубеньки и опухоли, не оригинальны, так как сходство биохимических и морфологических признаков этих бактерий в литературе известно очень давно. Известно много работ, выясняющих сходство, различие и родство бактерий Rhizobium radicicola, Bact. tumefaciens и Bact. radiobacter. О последнем микроорганизме, который фигурирует в схеме, повидимому, под названием «сапрофитная форма Rhizobium», автор почему-то умолчал. Умолчал автор также о работах и русских исследователей, выяснявших систематическую близость этих бактерий, поэтому читателю будет казаться, что автор впервые указывает на родственную связь этих бактерий.

В заключение раздела об эволюции фитопатогенных бактерий хочется спросить, почему автор пользовался давно устаревшей номенклатурой Леммана и Нейманна, по которой большинство бактерий именуется Bacterium. Разве в настоящее время нет новейшей номенклатуры или ни одна из них не приемлема автором?

Глава «Некоторые вопросы иммунитета растений» написана более удовлетворительно, чем предыдущие главы, но и она носит отпечаток каких-то отрывочных сведений и фактов, мало связанных между собой.

К сожалению, автор книги в этой главе ни словом не обмолвился о стадиях развития растений и их влиянии на иммунитет растений. Ни слова не было сказано о летних посадках картофеля по методу акад. Лысенко, о процессах, протекающих при этом, и о влиянии их на иммунитет растения.

В главе о защитных особенностях растений автор подробно останавливается на антибиотиках и на взаимоотношении бактерий друг к другу. В этом разделе имеются недопустимые ошибки. Так, например, автор пишет, что «при помощи пектиназы, пектазы и протопектиназы фитопатогенные бактерии»... «вызывают разложение пектиновых веществ, **превращают соединения клетчатки в более доступную форму**» (разрядка наша.— *В. И.*). Читателю все-таки будет непонятно, почему при наличии указанных ферментов клетчатка будет превращена в более доступную форму, если нет целлюлазы.

Автор забыл, повидимому, сказать, что после действия пектиназы клетки разъединяются, мацерируются и впоследствии отмирают и это самое главное, а клетчатка собственно имеет здесь второстепенное значение.

Далее автор не указывает на сходство и различие ферментов и токсинов у фитопатогенных бактерий.

Фагоцитоз у растений изложен автором в совершенно неправильном свете. Это произошло, повидимому, оттого, что автор слишком близко придерживается взглядов Ячевского о поглощении клубеньковых бактерий и Bact. tumefaciens клеточными ядрами. Клеточные ядра у бобовых не поглощают бактерий, а, наоборот, у многих растений сами растворяются при заполнении клетки бактериями. Гипертрофия же клеточных ядер в опухолях от Bact. tumefaciens, повидимому, ничего общего не имеет с поглощением бактерий, так как самый факт присутствия бактерий в клетках опухолей растений совершенно еще не доказан. Автор приводит эти данные о Bact. tumefaciens от имени Ячевского, но без какой-либо критики этих положений и, таким образом, молчаливо соглашается с ними. К сожалению, автор книги умолчал о действительном поглощении клеточными ядрами некоторых растений грибов из рода Rhizoctonia, которые проникают в клетки этих растений. Эти факты были доказаны рядом исследователей для многих растений.

Безусловно недопустимо то, что автор книги ни словом не обмолвился о работах Рубина и его сотрудников об иммунитете и о факторах иммунитета у растений, хотя в списке литературы указана одна работа этого автора.

В главе «Болезни растений и насекомые — переносчики их» автор также допускает ряд неточностей и прибегает к недостаточно обоснованным различным обобщениям,

вроде приводимого им разделения возбудителей бактериозов на группы по их отношению к насекомым-переносчикам (стр. 59). Вообще, строго говоря, имеется известное различие в степени передачи насекомыми тех или иных бактериозов, однако нельзя проводить такое строгое деление, как это делает автор без специальной оговорки, что это деление не всегда носит строго разграничивающий характер.

Так оно и выходит на самом деле. Bact. stewarti, возбудителя увядания кукурузы, автор поставил в ряд бактерий, которые только частично переносятся насекомыми и это не соответствует действительности. Культура Bact. stewarti, даже внесенная в почву без соответствующих насекомых, дает ничтожное поражение растений, в то время как те же бактерии, введенные вместе с насекомыми Chetocnema pulicaria, а также с Diabrotica duodecempunctata, дают почти полное поражение растений бактериозом. Более того, эпифитотии этой болезни в США зависят от степени суровости предшествующей зимы, во время которой погибают или сохраняются в почве указанные насекомые.

Вообще необходимо сказать, что здесь трудно определить такую точную градацию, которую представил автор. Трудно сказать, например, для каких возбудителей насекомые имеют большее значение, для Bact. amylovorum, Bact. savastanoi или для Bact. phytophtorum и других бактерий.

Мы указали здесь на самые главные и существенные ошибки книги. Эти ошибки сильно искажают действительные факты, имеющиеся в науке о бактериозах растений.

Можно было бы многое сказать о других, более мелких неувязках, противоречиях и ошибках книги, но это увеличит размер нашей заметки.

В заключение мы можем выразить удивление, каким образом такое солидное издательство могло выпустить книгу с таким большим количеством элементарных ошибок.

Остается пожелать, чтобы выпускаемые книги подвергались более тщательному просмотру специалистами.

В. П. Израильский

М. О. Гольдин. **Жизнь невидимых.** Гос. изд. культпросвет. лит., М., 1950, 167 стр. Тираж 30 000, с 38 рис. в тексте и тремя цветными таблицами.

Микробиология представляет собой отрасль биологии, пожалуй, более многих других отраслей связанную с насущнейшими жизненными запросами человека: медициной, ветеринарией, сельским хозяйством и различными видами промышленности. Нельзя поэтому не приветствовать появление в свет довольно объемистой книги, которая ставит себе задачу в доступной для широкого круга читателей форме и занимательно познакомить с достижениями науки о микробах. Книга состоит из разделов, носящих следующие заголовки: «О простом и сложном»; «География микробов»; «Наследство микробов»; «Микробы в почве»; «Микробы внутри нас»; «Как деды учили»; «Знание — сила»; «Романтик от микробиологии — Илья Ильич Мечников»; «И тайное становится явным»; «Бактериофаг — пожиратель микробов»; «Микробы в борьбе с сельскохозяйственными вредителями»; «Заключение». В этих разделах автор без какой-либо системы захватывает в поле зрения самые разнообразные вопросы микробиологии и ее связи с жизнью. Текст книги изобилует весьма существенными и непростительными недостатками. Автор чрезвычайно небрежно обращается с приводимыми научными фактами. Приведу в качестве иллюстрации некоторые из них.

На стр. 14 автор сообщает, что Черное море «электрифицировано холодным светом, излучаемым светящимися бактериями». Это утверждение неверно. Свечение моря вызывается гораздо более крупными организмами: жгутиковыми, планктонными ракообразными, червями и т. п. Правда, в море встречаются светящиеся бактерии, но они развиваются на гниющих остатках, а не живут в толще морской воды. На стр. 22 среди создателей микробиологии упоминается академик Вернадский, никогда с бактериями не работавший. Он был натуралистом с самым широким интересом к природе. Но с тем же правом его можно считать основателем микробиологии, как и этномологии, ихтиологии и т. п. Повидимому, автор имел в виду не Вернадского, а Виноградского, которому далее уделяется некоторое внимание. Зато в приводимом списке основателей микробиологии пропущен Д. И. Ивановский, наш соотечественник, открывший вирусы, о которых в книге почему-то не сказано ни одного слова. На стр. 25 зоологу П. Н. Каптереву приписывается честь открытия «оживления» бактерий из вечной мерзлоты. Это неверно: П. Н. Каптерев утверждал, что ему удавалось оживлять водоросли и низших рачков. Это утверждение до сих пор никем опытным путем подтверждено не было, а для бактерий имеются определенные указания как отечественных авторов (Крисс), так и зарубежных (в Канаде) об отсутствии живых бактерий в толще мерзлой почвы и торфе в районах вечной мерзлоты. На стр. 27 Гольдин сообщает, что дно океанов и морей покрыто «черным плотным ковром гнилого ила». Это совершенно не соответствует действительности, так как огромные площади морского дна заняты осадками самых разнообразных цветов. Микроб «тумефациенс», пишет Гольдин (стр. 60), «вызывает огромные опухоли у свеклы, гиацинта, помидоров, у капусты, у нежной фиалки... Хворают рыбы, пчелы, микроскопические инфузории». Создается впечатление, что

«тумефациенс» отвечает на злокачественные опухоли всех живых существ (даже таких, у которых никогда злокачественных опухолей не находили,— пчел и инфузорий).

Известно же, что «тумефациенс» вызывает опухоли только у растений.

Открытие прививок против оспы автор связывает с наблюдением Дженнера над заболеванием оспой крестьянки Жанны. Это чистейшая фантазия: Дженнер был англичанином, а Жанна — французское женское имя, в Англии не принятое.

На стр. 73 Гольдин так описывает заражение брюшным тифом: «Проникнув в организм человека, бактерии попадают в кровь, а затем в кишечник и вызывают заболевание». Каким путем микроб тифа попадает в кровь, автор не объясняет. Видимо, он имел в виду теорию Шотмюллера, по которой микроб попадает в лимфатическую систему, пройдя через рот, пищевод и кишечник, и лишь затем попадает в лимфатические сосуды брыжжейки. Туманная фраза автора принесет читателям книги явный вред, так как разочарует их в правильности мер борьбы с распространением брюшного тифа: мытье рук перед едой, мытье сырых овощей и фруктов и т. п., т. е. в необходимости всех общеизвестных мероприятий борьбы против кишечных инфекций и в том числе против брюшного тифа, проникающих в тело человека через рот.

На стр. 85 С. П. Боткину приписано открытие возбудителя инфекционной желтухи, тогда как на самом деле он установил лишь инфекционную природу этой болезни. На стр. 125 автор сообщает, что в 1870 г. во Франции шелковичные черви гибли от болезни фляшерии: «Тутовые деревья (шелковица) были увешаны трупами червей точно гирляндами». Автору, видимо, совершенно неизвестно, что шелковичные черви на деревьях никогда не встречаются, а воспитываются в особых помещениях — червоводнях.

На стр. 138 автор сообщает: «Десятки самых неожиданных веществ можно получить в бродильных чанах... формалин, отравляющие вещества, каучук». Читатель получает убеждение в том, что дрожжи могут синтезировать формалин и каучук. Автор же, видимо, хотел сказать, что из спирта, получаемого в результате сбраживания сахаристых веществ дрожжами, можно синтезировать формалин и каучук. На стр. 152 по поводу чумы на Дальнем Востоке автор пишет: «в условиях капиталистической России в Маньчжурии возникли непреодолимые трудности». Читатель получает неверную справку о том, что Маньчжурия входила в состав дореволюционной России.

На стр. 154 сообщается, что советские микробиологи создали вакцину против чумы, а на стр. 85 первое изготовление такой вакцины приписано ученику Мечникова Хавкину. Следовало бы уточнить о каких вакцинах идет речь и в чем различия между предложением Хавкина и более поздними работами советских ученых.

Мы остановились лишь на некоторых наиболее вопиющих по своей неточности и нелепости сведениях, преподносимых автором широким кругам читателей. Нет буквально страницы, на которой не было бы ошибок и искажений. Очень небрежны подписи под рисунками. Цветные таблицы крайне грубы. На обложке книги изображен человек, работающий с электронным микроскопом. Для читателя эта виньетка остается совершенно непонятной, так как в тексте об этом новом приборе нет ни слова и нет его изображения.

Стиль изложения заставляет желать многого.

В высшей степени желательно дать советскому читателю действительно доброкачественную и доступную книгу о микробах и их значении в жизни человека.

В. В. Алпатов

БИБЛИОГРАФИЯ *

I. ОБЩАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

а) Общие работы, морфология, биология и систематика

Александров В. Г. Силикатные бактерии. М., Сельхозгиз, 1953. 116 стр.

Алексеева Л. Н. Изменение биологических свойств дизентерийных бактерий под влиянием ультразвука. Сообщение II. Известия АН Латв. ССР, 1953, № 11 (76), стр. 105—110.

Алпатов В. В. Направленные изменения формы колоний Bacillus mycoides Flügge при помощи длительного воспитания их на оптических изомерах. Успехи совр. биологии, 1953, т. 35, вып. 2, стр. 300—304.

Асатиани В. С. Микроорганизмы — химические реактивы. Природа, 1953, № 4, стр. 31—37.

Атлас морфологии вирусов. Сост. действ. чл. АМН СССР М. А. Морозов, чл.-корр. АН СССР В. Л. Рыжков, проф. Е. Н. Туревич и проф. Р. М. Шен. Ред. проф. А. Т. Кравченко. М., Изд-во Акад. мед. наук СССР, 1951. 176 стр.

Барменков Я. П. и Сокк Н. В. О химической природе кристаллов, образующихся при культивировании некоторых патогенных микроорганизмов. Труды Чкал. с.-х. ин-та, 1953, т. 6, стр. 105—113.

Бобович В. Т. Сохранение вирулентности бактерий Исаченко и Мережковского методом высушивания в замороженном состоянии. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, ч. 2, стр. 36—42.

Борю С. И. Микробы против микробов. Куйбышев, Куйбышевское кн. изд-во, 1953. 28 стр.

Бошьян Г. М. Новые экспериментальные данные о природе вирусов и микробов и их значение для теории и практики. Ветеринария, 1953, № 10, стр. 24—35.

Визирь П. Е. Против поспешных толкований. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, № 3, стр. 68—71. Текст на укр. яз.

Визирь П. Е., Шур-Шультц В. Н. и Пасечник А. Изменчивость микроорганизмов при ассимиляции микробных продуктов. Сообщение I. Общая биохимическая и серологическая характеристика вариантов. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 3—16. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.

Вопросы сельскохозяйственной и промышленной биологии. Ереван, Изд-во Акад. наук Армянск. ССР, 1953. 254 стр. Текст на арм. и русск. яз.

Гамалея Н. Ф. Собрание сочинений. Ред. коллегия: В. Д. Тимаков (ред.) и др. М., Изд-во Акад. мед. наук СССР, 1953, т. 5, стр. 292.

Гнучева В. В. Микробы в природе и жизни человека. Л., 1953. 36 стр.

Голубева М. П. Переход кишечной палочки в тифозные бактерии для грызунов в условиях эксперимента. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, ч. 2, стр. 5—13.

Демиховский Е. И. Пути направленного изменения природы микробов (теория стадийности в развитии бактерийных культур). Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии, 1953, № 5, стр. 36—41.

Ермолаев М. Ф. Изменчивость форм существования микробов и вирусов насекомых. Агробиология, 1953, № 4, стр. 89—99.

Имшенецкий А. А. Микробиология целлюлозы. М., Изд-во Акад. наук СССР, 1953. 440 стр.

Кононова М. М. Сергей Николаевич Виноградский. Почвоведение, 1953, № 10, стр. 81—82.

Косиков К. В. Закономерности наследования у дрожжей ферментативных свойств, вновь возникших в результате направленной изменчивости. Труды Ин-та генетики Акад. наук СССР, 1953, № 20, стр. 150—196.

Косицкая А. Д. Влияние дератизационных ядов на жизнедеятельность бактерий Исаченко. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, ч. 2, стр. 64—67.

* Составлена сотрудниками библиотеки Отделения биологических наук АН СССР под руководством доктора биологических наук Т. К. Лепина.

Кремянский В. И. Образование вируса в организме под влиянием кормления. (Из иностр. литературы). Агробиология, 1953, № 3, стр. 171—173.
Крисс А. Е. Строение бактериофага. Успехи совр. биологии, 1953, т. 36, вып. 3 (6), стр. 346—366.
Крисс А. Е. и Тихоненко А. С. Раскручивание спирали, образующей головку бактериофага, под влиянием высоких давлений. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 93, № 2, стр. 353—356.
Кублановская Г. М. О «миколитических» бактериальных комплексах. Известия Акад. наук УзССР, 1953, № 1, стр. 57—68. Резюме на узб. яз.
Леонович В. В. Взаимоотношения представителей облигатной микрофлоры кишечника сельскохозяйственных животных. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 43—47.
Медвинская Л. Ю. Республиканская конференция по вопросам изменчивости микроорганизмов. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 79—81. На укр. яз.
Международная научная комиссия по расследованию фактов бактериологической войны в Корее и Китае. 1952. Доклад Международной научной комиссии по расследованию фактов бактериологической войны в Корее и Китае. (С приложениями к докладу). Пекин, 1952. 619 стр.
Муромцев С. Н. Жизненный цикл у бактерий. Журнал общей биологии, 1953, т. 14, № 4, стр. 296—312.
Невский Л. С. Об атипичных формах B. anthracis. Агробиология, 1953, № 2, стр. 18—22.
Непомнящая М. Л., Медвинская Л. Ю. и Тевилевич М. Б. Вторичные фагорезистентные культуры Str. lactis. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 2, стр. 56—66. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.
Омелянский В. Л. Избранные труды. (Отв. ред. и вступит. статья, стр. 3—19, чл.-корр. Акад. наук СССР А. А. Имшенецкого). М., Из-во Акад. наук СССР, 1953, т. 1. 559 стр., т. 2. 436 стр.
Петерсон Н. В. Фильтрующиеся формы клубеньковых бактерий. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 2, стр. 67—71. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.
Петерсон О. П. Вирусы в природе. Наука и жизнь, 1953, № 6, стр. 11—13.
Программа курса «Микробиология». (Для высш. учеб. заведений по специальности технологии пищевой пром-сти). Утв. М-вом высш. образования СССР. (Тбилиси, 1952). 6 стр. На груз. яз.
Программа по микробиологии (для агроном. фак. с.-х. вузов). М., 1953. 12 стр. (М-во культуры СССР. Глав. упр. высш. образования).
Прохоров М. И. Получение бактерий, патогенных для мышевидных грызунов, путем направленного изменения наследственных свойств кишечной палочки. Труды Всесоюзн. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, ч. 2, стр. 14—26.
Речник С. А. К вопросу об идентификации ацидофильной и болгарской палочки по их отношению к фенолу. Труд Ульян. с.-х. ин-та, 1952, т. 2, стр. 34—37.
Рубенчик Л. И. Некоторые данные о приоритете отечественных ученых в микробиологии. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 72—75. На укр. яз.
Селибер Г. Л., Кацнельсон Р. С., Скалон И. С. и Катанская Г. А. Микробиология в опытах. Пособие для учителя. М., Изд-во Акад. пед. наук РСФСР, 1953, 276 стр.
Сизова Т. П. Географическая зональность в распространении пенициллов и эволюция в пределах этого рода. Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы, т. 58, Отд. биол., 1953, вып. 1, стр. 70—75.
Смородинцев А. А. и Кривиский А. С. Изменчивость вирусов. Природа, 1953, № 12, стр. 34—44.
Сухов К. С. Видообразование у вирусов. Известия Акад. наук СССР, Серия биол., 1953, № 3, стр. 3—15.
Сухов К. С. и Вовк А. М. Новообразование «игольчатого» штамма вируса табачной мозаики в экспериментальных условиях. Труды Ин-та генетики Акад. наук СССР, 1953, № 20, стр. 265—269.
Сухов К. С. и Никифорова Г. С. О спиралевидном строении частиц вируса мозаики табака. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 90, № 4, стр. 671—672.
Тимаков В. Д. Изменчивость микробов. Наука и жизнь, 1953, № 9, стр. 11—13.
Тимаков В. Д. Проблема изменчивости патогенных микроорганизмов. Сов. медицина, 1953, № 4, стр. 3—7.
Фомин А. Е. Микроорганизмы в природе. Саратов, Сарат. кн. изд-во, 1953, 60 стр.
Чижевская З. А. Контрольные работы по физиологии растений с основами микробиологии. Для студентов-заочников IV курса фак. естествознания пед. ин-тов. М., Учпедгиз, 1953. 56 стр.
Шорин В. А. Борьба микробов с микробами. Под ред. чл.-кор. АМН СССР проф. Г. В. Выгодчикова. М., Центр. ин-т сан. просвещения, 1953. 48 стр.

б) Биохимия и физиология

Войновская К. К. и Красновский А. А. Метод выделения и спектральные свойства бактериохлорофилла и бактериофеофитина. Биохимия, 1953, т. 18, вып. 5, стр. 626—631.

Граевский Э. Я. и Очинская Г. К. О влиянии кислорода на повреждающее действие различных ионизирующих излучений. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 89, № 4, стр. 737—740.

Губарев Е. М., Лубенец Е. К. и Галаев Ю. В. Химический состав некоторых фракций липидов дифтерийных микробов. Биохимия, 1953, т. 18, вып. 1, стр. 37—46.

Ерзинкян Л. А., Пахлеванян М. Ш. и Мурадян Е. А. К вопросу фенолостойкости Lactobacterium acidophilum. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1 (7), стр. 163—172. Резюме на арм. яз.

Журавский Г. И. и Гаврилова Е. А. Влияние органических кислот, выделяемых микроорганизмами, на клетки высшего растения. Сборник работ Ин-та прикл. зоологии и фитопатологии, 1953, вып. 2, стр. 115—123.

Калиненко В. О. Окисление аммиака и синтез белка в чистой культуре Nitrosomonas europea. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 92, № 2, стр. 429—430.

Калиненко В. О. Органическое питание Nitrosomonas europea. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 92, № 1, стр. 161—163.

Калиненко В. О. Развитие гетеротрофов в безорганической среде и роль в ней аммиака. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 91, № 6, стр. 1385—1388.

Карасевич Ю. Н. Влияние азотистого питания на характер роста складчатой и гладкой форм Saccharomyces cerevisiae. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 89, № 4, стр. 741—743.

Карташев А. И. Действие протеолитических ферментов на белковый комплекс туберкулезных бактерий. Вопросы мед. химии, 1953, т. 5, стр. 114—121.

Козлов В. Е. и Романкова А. Г. Изменения хондриома у Penicillium notatum Westling в связи с пигментообразованием в различных условиях культуры гриба. Вестник Ленингр. ун-та, 1953, № 7, стр. 43—47.

Красновский А. А., Кособуцкая Л. М. и Войновская К. К. Активные и неактивные формы протохлорофилла, хлорофилла и бактериохлорофилла в фотосинтезирующих организмах. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 92, № 6, стр. 1201—1204.

Кухаркова А. М. Влияние условий культуры на содержание витаминов у Azotobacter chroococcum. Учен. записки Харьк. ун-та, т. 46. Труды Науч.-исслед. ин-та биологии, 1953, т. 17, стр. 145—154.

Лилли В. и Барнетт Г. Физиология грибов. Пер. с англ. М. Г. Бражниковой. Под ред. проф. Г. Ф. Гаузе. Предисл. проф. Л. И. Курсанова. М., Изд-во иностр. лит., 1953, 532 стр.

Малков А. М. Об автолизе дрожжей. 6. Труды Ленингр. технол. ин-та пищевой пром-сти, 1953, т. 3, стр. 93—101.

Низковская О. П. Образование антибиотического вещества грибом Verticillium lateritium (Fr.) Rabh. в зависимости от условий культивирования. Труды Ботан. ин-та им. Комарова. Серия 2, 1953, вып. 8, стр. 49—52.

Низовская О. П. Распространение антагонистических свойств среди грибов из рода Aspergillus Mich. Труды Ботан. ин-та им. Комарова. Серия 2, 1953, вып. 8, стр. 53—58.

Полонская М. С. Действие продуктов обмена Bact. coli на молочнокислые палочки. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 31—35.

Полонская М. С. О взаимоотношениях между молочнокислыми палочками и Bact. coli. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин.-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 36—42.

Полонская М. С., Леонович В. В. и Бибердиева М. П. Концентрат бактериостатических веществ ацидофильных бактерий. Доклады Всесоюз. акад. с.-х. наук им. Ленина, 1953, вып. 8, стр. 21—25.

Разумовская З. Г. и Забелина З. В. О влиянии электродиализа на микроорганизм. Вестник Ленингр. ун-та, 1953, № 10, стр. 27—33.

Романкова А. Г. Таннинолитические свойства грибов рода Penicillium. Вестник Ленингр. ун-та, 1953, № 10, стр. 41—44.

Романкова А. Г. и Гончарова Л. А. Амилолитические свойства грибов рода Penicillium. Вестник Ленингр. ун-та, 1953, № 10, стр. 35—40.

Рыжков В. Л. и Марченко Н. К. Подавление фага некоторыми аминокислотами. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 91, № 6, стр. 1389—1392.

Самарина О. П. Хроматографическое исследование аминокислотного состава белков B. perfringens и питательной среды во время роста и токсинообразования. Вопросы мед. химии, 1953, т. 5, стр. 166—174.

Скард И. В. Об исследованиях механизма действия ультразвука на микроорганизмы. Известия Акад. наук Латв. ССР, 1953, № 2, стр. 49—60. Текст на латышск. яз. Резюме на русск. яз.

Скард И. и Строд Е. Зависимость от температуры вызываемых ультразвуком

повреждений клеток кишечных бактерий. Известия Акад. наук Латв. ССР, 1953, № 6, стр. 101—104.

Смолянская А. З. Устойчивость микробов. Наука и жизнь, 1953, № 2, стр. 26—27.

Сорокин Ю. И. Баланс углерода при автотрофном питании бактерий, восстанавливающих сульфаты молекулярным водородом. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 90, № 5, стр. 897—899.

Федоров М. В. Переход азотобактера в покоящееся состояние при продолжительной культуре на среде, обеспеченной энергетическим материалом. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 89, № 3, стр. 557—560.

Френкель Г. М. и Карпенко М. К. Изучение дыхания у облигатных анаэробов. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 2, стр. 6—16. Резюме на русск. яз. Текст на укр. яз.

Этингоф Р. Н. и Мармалевская Л. Я. О механизме действия фенилуретана на бактерии. Вопросы мед. химии, 1953, т, 6, стр. 48—53.

в) Методы и техника исследования

Аветикян Б. Г. Эмбриональный экстракт, как стимулятор размножения бактерий. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 191—200. Резюме на арм. яз.

Белова В. М. Люпиновые питательные среды. Сообщение 1. Труды Чкал. с.-х. ин-та, 1953, т. 6, стр. 127—128.

Калиненко В. О. О методах подсчета бактерий. Почвоведение, 1953, № 5, стр. 71—76.

Кузин Л. Д., Барменков Я. П. и Епифанова Н. Гидролизатные растительные питательные среды и их пригодность для культивирования микробов. Труды Чкал. с.-х. ин-та, 1953, т. 6, стр. 121—125.

Кузин Л. Д., Барменков Я. П. и Сеянова Р. О значении пептона в мясо-пептонных средах. Труды Чкал. с.-х. ин-та, 1953, т. 6, стр. 115—119.

Кузин Л. Д., Клетушкин Н. и Клейман В. Питательные среды из остатков маслоэкстракционного производства. Труды Чкал. с.-х. ин-та, 1953, стр. 129—132.

Кузнецов С. И., Петренко Г. Я., Нехотенова Т. М. и Розенберг Д. А. Изготовление сухих культур азотобактера. Труды Зональн. науч.-исслед. ин-та зернов. хоз-ва нечерноземной полосы, 1953, вып. 15, стр. 125—139.

Литвинов М. А., Гиренко В. И., Голанд М. И. и Барковская Н. Н. Применение люминесцентного анализа к изучению видовых особенностей микроскопических грибов рода Aspergillus Mich. Труды Ботан. ин-та им. Комарова. Серия 2, 1953, вып. 8, стр. 45—48.

Мейсель М. Н. и Помощникова Н. А. Применение радиоизотопов для ускоренного микробиологического определения витаминов. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 91, № 4, стр. 953—966.

Методы агрохимических, агрофизических и микробиологических исследований в поливных хлопковых районах. 2-е изд. Ташкент, Изд-во Акад. наук УзССР, 1952, 272 стр.

Прохоров М. И., Синцова Л. Я. и Шляхтенко М. И. Новая среда для выращивания и хранения бактерий Исаченко и Мережковского. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, ч. 2, стр. 27—29.

II. СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

а) Почвенная микробиология, бактериальные удобрения

Авакян Г. А. Применение фосфоробактерина в колхозах Армянской ССР. Достижения науки и передового опыта в сельском хозяйстве, 1953, № 8, стр. 13—14.

Авакян С. А. О влиянии некоторых сельскохозяйственных культур на количество Bac. mesentericus в почве. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 37—46. Резюме на арм. яз.

Авраамова О. П., Гаврилина Г. В. и Свешникова М. А. Некоторые закономерности распространения грибов антагонистов в ризосфере и вне ризосферы деревьев Подмосковья и Крыма. Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол., 1953, т. 58, вып. 4, стр. 83—88.

Александрова И. В. Об использовании гумусовых веществ микроорганизмами. Почвоведение,1953, № 6, стр. 23—30.

Афанасьева А. Л. Последействие пластов многолетних трав на микрофлору почвы и урожай последующих культур. Агробиология, 1953, № 5, стр. 42—50.

Африкян Э. К. Эколого-географическое распространение некоторых групп спорообразующих бактерий в почвах Армении. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 21—36. Резюме на арм. яз.

Африкян Э. К. и Арутюнян Р. Ш. О действии антибиотиков на азотобактер. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 173—190. Текст на арм. яз. Резюме на русск. яз.

Бондаренко А. П. и Волочкова З. Ф. Фосфоробактерин и его применение в Ростовской области. Ростов н/Д. Рост. кн. изд-во, 1953. 24 стр.

Бочаров С. Н. Роль микроорганизмов в повышении плодородия почвы. Естествознание в школе, 1953, № 1, стр. 23—31.

Вавуло Ф. П. и Янушкевич К. Н. Местные штаммы азотобактера и триходермы и их влияние на урожай сельскохозяйственных культур. Известия Акад. наук Белорус. ССР, 1953, № 4, стр. 73—90.

Вакин А. Т. Грибы и жизнь леса. Наука и жизнь, 1953, № 9, стр. 21—23.

Вопросы применения бактериальных удобрений. Сборник статей. Ред. коллегия: А. И. Душечкин (отв. ред.) и др. Киев, Изд-во Акад. наук Укр. ССР, 1953. 160 стр.

Геллер И. А. О влиянии растения на окислительный потенциал почвы. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 89, № 3, стр. 565—567.

Геллер И. А. и Харитон Е. Г. Влияние азотобактерина и фосфорбактерина на режим питания сахарной свеклы. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 43—48. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.

Генкель П. А. Питание растений и микроорганизмы. Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии, 1953, стр. 73—81.

Гладилович Б. Р. Пятилетний опыт применения бактериального удобрения АМБ. Записки Ленингр. с.-х. ин-та, 1953, вып. 7, ч. 1, стр. 46—54.

Голлербах М. М. Роль водорослей в почвенных процессах. Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии, 1953, стр. 98—108.

Грязев Н. Д. Опыт применения гранулированных и бактериальных удобрений. Сад и огород, 1953, № 6, стр. 60.

Доросинский Л. М. Применение фосфорно-бактериального удобрения в Ленинградской области. В кн.: Достижения науки — сельскохозяйственному производству. Полеводство, Л., 1953, стр. 374—380.

Дорохова Н. А. К вопросу о микотрофном питании пшеницы. Агробиология, 1953, № 5, стр. 51—62.

Енкина О. В. Влияние глубины вспашки травяного поля на развитие почвенной микрофлоры. Краткий отчет о научно-исслед. работе за 1952 г. Всесоюзн. научн-исслед. ин-та масличных культур. Краснодар, 1953, стр. 177—182.

Журавлев И. И. Распознавание грибного характера полегания сеянцев и меры борьбы с ним. Лесное хозяйство, 1953, № 12, стр. 57—60.

Заремба В. П. и Синявская Л. А. Препараты-протравители и азотобактерин. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 35—42. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.

Зауер Л. М. Новые для почв СССР Chlorophyta и Xanthophyta. Ботан. материалы отд. споровых растений Ботан. ин-та им. Комарова, 1953, т. 9, стр. 77—83.

Иловайская Н. Н. О биологической активности пахотных почв Южного Таджикистана. Доклады Акад. наук Таджик. ССР, 1953, вып. 6, стр. 39—42.

Квасников Е. И. и Жвачкина А. А. Влияние некоторых приемов агротехники люцерны на процесс образования клубеньков на ее корнях. Известия Акад. наук УзССР, 1953, № 4, стр. 43—52.

Комирная О. Н. и Фурсаев А. Д. Лесные грибы лесопосадок полупустынного Заволжья и вопросы образования микоризы. Ботан. журнал, 1953, т. 38, № 3, стр. 426—428.

Кононова М. М. Современные представления об органическом веществе почвы. Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии, 1953, стр. 38—53.

Краткие указания по изготовлению и применению бактериальных удобрений. Кишинев, 1953, 20 стр.

Кухаркова А. М. К вопросу о микроорганизмах и структуре почвы в травопольном севообороте. Учен. записки Харьк. ун-та, т. 46. Труды Науч.-исслед. ин-та биологии, 1953, т. 17, стр. 135—144.

Лазарев С. Ф. Влияние грануляции удобрений на почвенную микрофлору и питание хлопчатника. Известия Акад. наук УзССР, 1953, № 1, стр. 44—49. Резюме на узб. яз.

Лазарев С. Ф. Внесение нитрагина под люцерну. Ташкент, Госиздат ЯзССР, 1953, 23 стр.

Лазарев С. Ф., Каплун С. А. и Вагнер К. К. Условия эффективного применения азотобактерина под хлопчатник. Социалистич. с.-х. Узбекистана, 1953, № 1, стр. 26—28.

Ламповщиков П. К. Нитрагинизация как прием повышения урожая клевера. В кн.: Достижения науки с.-х. производству. Л., 1953, стр. 109—114.

Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., «Сов. наука», 1953, 232 стр.

Мачавариани М. З. Вирулентность и активность клубеньковых бактерий фасоли в экологических условиях Грузии. Труды Ин-та полеводства Акад. наук ГрузССР, 1953, т. 7, стр. 161—177. На груз. яз. Резюме на русск. яз.

Меграбян А. А. Вирулентность и активность клубеньковых бактерий эспарцета. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 47—54. Текст на арм. яз. Резюме на русск. яз.

Мельникова В. В. Новые виды и формы водорослей, обнаруженные в почвах Таджикской ССР. Ботан. материалы отд. споровых растений Ботан. ин-та им. Комарова. 1953, т. 9, стр. 64—71.

Минасян А. И. Гнилостные бактерии в обнаженных почвогрунтах озера Севан. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 55—74. Текст на арм. яз. Резюме на русск. яз.

Мирзабекян Р. О. и Карапетян Н. А. Влияние антагонистов и их антибиотических веществ на возбудитель гоммоза хлопчатника. Агробиология, 1953, № 6, стр. 55—62.

Михалева В. В. Изменение свойств клубеньковых бактерий под влиянием актиномицетов-антагонистов. Агробиология, 1953, № 5, стр. 100—104.

Мишустин Е. Н. Микробиологический фактор в развитии растений и проблема урожайности. Вестник Акад. наук СССР, 1953, № 4, стр. 30—42.

Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и плодородие почвы. Природа, 1953, № 10, стр. 24—32.

Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и плодородие почвы. Труды Конференции по вопорсам почвенной микробиологии, 1953, стр. 7—23.

Мишустин Е. Н. и Мирзоева В. А. Соотношение основных групп микроорганизмов в почвах разных типов. Почвоведение, 1953, № 6, стр. 1—10.

Мишустин Е. Н. и Подъяпольская О. П. Микробиологическая характеристика почв совхоза «Кара-Алма». (Юж. Киргизия). Труды Почв. ин-та им. Докучаева, 1953, т. 39, стр. 219—238.

Москаленко Ф. Б. О применении бактериальных удобрений: азотобактерина и фосфобактерина. Тбилиси. Изд. с.-х. ин-та. 1953, 12 стр.

Музафаров А. М. Значение сине-зеленых водорослей в фиксации азота воздуха Труды Ин-та ботаники Акад. наук УзССР, 1953, вып. 2, стр. 3—11.

Николюк В. Ф. К вопросу о характере влияния простейших на процесс азотофиксации азотобактера в совместных культурах. Доклады Акад. наук УзССР, 1953, № 7, стр. 45—47. Резюме на узб. яз.

Огнев И. Влияние азотогена на повышение урожая зерновых и овощных культур. Достижения науки и передового опыта в сельском хозяйстве, 1953, № 3, стр. 88—90.

Палатная Г. Г. Влияние бактериальных органо-минеральных гранулированных удобрений на урожай травосмеси. Земледелие, 1953, № 2, стр. 77—82.

Паносян А. К. и Туманян В. Г. О некоторых биологических особенностях актиномицетов в почвах Арм. ССР. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 75—86. Текст на арм. яз. Резюме на русск. яз.

Петросян А. П. Влияние экотипов клубеньковых бактерий на урожай бобовых растений. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 3—12. Текст на арм. яз.

Пономарева А. В. Влияние азотобактера на рост сеянцев некоторых древесных пород и накопление хлорофилла в листьях. Известия Акад. наук Белорус. ССР, 1953, № 5, стр. 187—191.

Пономарева А. В. О влиянии микроорганизмов на рост сеянцев некоторых древесных пород. Сборник науч. трудов Ин-та биологии Акад. наук Белорус. ССР, 1952, вып. 3, стр. 109—119.

Пронин М. Е. Влияние фосфоробактерина на урожай подсолнечника в условиях Воронежской области. Краткий отчет о научно-исслед. работе за 1952 г. Всесоюзн. науч.-исслед. ин-та масличных культур. Краснодар, 1953, стр. 299—301.

Пушкинская О. И. Микрофлора почв Теллермановского опытного лесничества. Труды Ин-та леса Акад. наук СССР, 1953, т. 12, стр. 171—194.

Ратнер Е. И., Акимочкина Т. А. и Самойлова С. А. О новом звене в системе питания трав в связи с задачей регулирования микробного состава в ризосфере культурных растений. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 91, № 2, стр. 421—424.

Рахно П. Х. Об эффективности азотобактера. Земледелие, 1953, № 1, стр. 36—43.

Рахно П. Х. Перспективы расширения применения бактериальных удобрений в Эстонской ССР. Вопросы агротехники кормодобывания и кормления животных, 1953, стр. 63—78. Текст на эстон. яз. Резюме на русск. яз.

Роль микроорганизмов в питании растений. Сборник трудов расшир. пленума секции удобрений ВАСХНИЛ. М., Сельхозгиз, 1953. 144 стр.

Романкова А. Г. Распространение грибов и бактерий в почвах Ленинградской области. Вестник Ленингр. ун-та, 1953, № 7, стр. 35—42.

Рубенчик Л. И., Чернобыльская М. Н. и Смалий В. Т. Применение азотобактерина под саженцы груш и яблонь. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 32—34. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.

Рудаков А. Микориза. Наука и жизнь, 1953, № 4, стр. 30—31.

Рудаков К. И. Почвенная структура и деятельный перегной. Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии. 1953, стр. 54—72.

Рудаков К. И. и Биркель М. Р. Бактериальный комплекс, определяющий формирование клубеньков у бобовых. Доклады Всесоюз. акад. с.-х. наук им. Ленина, 1953, вып. 4, стр. 22—29.

Рудаков К. И. и Биркель М. Р. Применение протопектиназных бактерий в сельскохозяйственной практике. Доклады Всесоюз. акад. с.-х. наук им. Ленина, 1953, вып. 9, стр. 10—15.

Рыбалкина А. В. и Кононенко Е. В. Микробные ассоциации южного чернозема в условиях степной и древесной растительности. Почвоведение, 1953, № 6, стр. 11—22.

Сизова Т. П. и Парийская А. Н. Сезонные изменения в соотношении секций рода Penicillium в почве. Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол., 1953, т. 58, вып. 5, стр. 95—100.

Танатин Б. Я. О наличии азотобактера в ризосфере некоторых древесных пород в почвах С. Таджикистана. Известия отд-ния естеств. наук Акад. наук Таджик. ССР, 1953, № 2, стр. 67—69.

Теплякова З. и Карагуйшиева Д. Бактериальные удобрения и их эффективность в почвах Казахстана. Вестник Акад. наук Казах. ССР, 1953, № 6, стр. 60—67.

Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии, связанным с внедрением в сельское хозяйство комплекса Докучаева — Костычева — Вильямса. (Отв. ред. чл.-кор. АН СССР А. А. Имшенецкий). М., Изд-во Акад. наук СССР, 1953, 304 стр.

Угаров А. Н. Бактериальные и зеленые удобрения в условиях Иркутской области. Иркутск, Иркутское изд-во, 1953, 68 стр.

Федоров М. В. Азотфиксирующая активность многократно замораживавшихся клеток азотобактера. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 89, № 4, стр. 745—748.

Частухин В. Я. Роль грибов в процессах почвообразования. Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии, 1953, стр. 82—97.

Частухин В. Я. и Николаевская М. А. Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полезащитных полосах. Труды Ботан. ин-та им. Комарова. Серия 2, 1953, вып. 8, стр. 201—326.

Шавловский Г. М. Участие микроорганизмов ризосферы в снабжении растений органическими соединениями серы. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 91, № 5, стр. 1213—1216.

Шарова А. С. О биологической активности почв Латвийской, Литовской и Эстонской ССР. Известия Акад. наук Латв. ССР, 1953, № 1, стр. 107—142.

Штина Э. А. К вопросу о динамике почвенной микрофлоры в травопольных севооборотах. Труды Кировского с.-х. ин-та, т. 9, вып. 1, стр. 49—61.

Штробиндер М. Ф. Микробиологическая характеристика почв Обского Севера. Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хозяйства, 1953, т. 1, стр. 5—16.

Эглите А. К. Влияние удобрений на микоризу и рост сеянцев сосны в питомниках. Известия Акад. наук Латв. ССР, 1953, № 4, стр. 19—29. Текст на латыш. яз. Резюме на русск. яз.

б) Бактериальные, вирусные и грибные заболевания растений

Абрамов И. Н. Болезни картофеля на Дальнем Востоке. Хабаровск, Хабар. кн. изд-во, 1953, 123 стр.

Агапова И. В. Влияние прививок на изменение восприимчивости к вирусу у некоторых пасленовых. Труды Ин-та генетики Акад. наук СССР, 1953, № 20, стр. 293—311.

Анкудинов А. М. Болезни лиственницы и борьба с ними. Лесное хозяйство, 1953, № 7, стр. 80—82.

Арутюнян Е. Некоторые паразитные и сапрофитные грибы лесов Шамшадинского района Армянской ССР. (Материалы к лесной микофлоре Армении). Сообщение 2. Труды Ботан. ин-та Акад. наук Арм. ССР, 1953, т. 9, стр. 109—120.

Архангельский П. П. и Соколова К. М. Борьба с вредителями и болезнями цитрусовых культур в Узбекистане. Ташкент, Госиздат УзССР, 1953. 36 стр.

Архипова В. Д. Болезни желудей на Украине и меры борьбы с ними. Науч. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии Акад. наук УССР, 1953, т. 4, стр. 146—155.

Архипова В. Д. Поражение желудей грибом Schizophyllum. Науч. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии Акад. наук УССР, 1953, т. 4, стр. 165—172.

Балясников П. Н. О борьбе с фузариумом. Лес и степь, 1953, № 3, стр. 76.

Бельтюкова К. И. и Бакалинская Е. А. Результаты исследования болезней кок-сагыза по материалам экспедиций, проведенных в 1950 г. на территории УССР. Вопросы биохимии азотного и минерального питания растений, 1953, стр. 187—211.

Билай В. И. Ядовитые грибы на зерне хлебных злаков. Биология и систематика грибов секции Sporotrichiella рода Fusarium, Киев, Изд-во Акад. наук Укр. ССР, 1953. 95 стр.

Борьба с болезнями сельскохозяйственных культур. (Сборник статей). Киев. Изд-во Акад. наук Укр. ССР, 1953, 197 стр.

Брянцев Б. А. и Доброзракова Т. Л. Лабораторно-практические занятия по защите растений от вредителей и болезней. М.-Л., Сельхозгиз, 1953, 244 стр.

Васильева Л. Н. Ржавчина хлебных злаков в Приморском крае и меры борьбы с ней. Владивосток, Примор. кн. изд-во, 1953. 39 стр.

Вовк А. М. Передача огуречного вируса 2 через семена. Труды Ин-та генетики Акад. наук СССР, 1953, № 20, стр. 283—292.

Вредители и болезни леса Курганской области. Курган, «Красный Курган», 1953, 42 стр.

Галачьян Р. М. Черная ножка некоторых овощных культур в Арм. ССР. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1 (7), стр. 101—122, Резюме на арм. яз.

Гамбарян Г. С. Способ борьбы с оидиумом. Сад и огород, 1953, № 5, стр. 78.

Герасимов Б. А. и Осницкая Е. А. Вредители и болезни овощных культур. 2-е, переработ. изд., М., Сельхозгиз, 1953, 446 стр.

Гомоляко Н. И. К анатомической характеристике грибных поражений зерна хлебных злаков. Сообщение II. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 2, стр. 72—80.

Горинова Ю. В. Способ борьбы с паршой яблони. Сад и огород, 1953, № 5, стр. 77.

Горленко М. В. Бактериальные болезни растений. М., «Сов. наука», 1953, 164 стр.

Горленко М. В., Воронкевич И. В. и Чумаевская М. А. Бактерии-сапрофиты как возбудители болезней растений. Агробиология, 1953, № 3, стр. 55—63.

Грушевой С. Е. и Матвеенко Т. М. Меры борьбы с вирусной уродливостью верхушки табака (бронзовостью томатов). Табак, 1953, № 2, стр. 25—27.

Данелия Б. К. Жизнестойкость возбудителя мальсекко, гриба Деутерофома трахеифила, в почве и в растительных материалах. Бюллетень Всесоюз. науч.-исслед. ин-та чая и субтроп. культур, 1952, № 4, стр. 69—78.

Евлахова А. А. Применение микробиологического метода в борьбе с вредной черепашкой. Доклады Всесоюз. акад. с.-х. наук им. Ленина, 1953, вып. 3, стр. 36—39.

Журавский Г. И. и Гаврилова Е. А. Влияние органических кислот, выделяемых микроорганизмами, на клетки высшего растения. Сборник работ Ин-та прикладн. зоологии и фитопатологии, 1953, вып. 2, стр. 115—123.

Запрометов Н. Г. Болезни коробочек и волокна хлопчатника. Ташкент. Госиздат УзССР, 1952, 16 стр.

Запрометов Н. Г. Болезни шелковицы. Ташкент, Госизд. УзССР, 1953. 100 стр.

Зерова М. Я. Грибные болезни ясеня на Правобережье Украинской ССР. Ботанічний журнал, 1953, т. 10, № 1, стр. 23—36. На укр. яз. Резюме на русск. яз.

Ибрагимов Г. Р. и Исрафилбеков Л. А. Бактериоз мелкого ореха в Азербайджане и борьба с ним. Известия Акад. наук Азербайдж. ССР, № 10, стр. 53—61.

Изюмский П. П. и Клюшник П. И. Влияние обрезки ветвей и сучьев на грибные заболевания лесных пород. Лесное хозяйство, 1953, № 8, стр. 64—71.

Исмайлов Х. О возможности ликвидации заболеваний зерновых культур головней в Азербайджане. Соц. сельское хозяйство Азербайджана, 1953, № 5, стр. 34—35

Исрафилбеков Л. А. Грибы и бактерии, вызывающие потери урожая мелкого ореха, и меры борьбы с ними. Труды Ин-та ботаники Акад. наук Азерб. ССР, 1953, стр. 118—123.

Клейнер А. Д. Болезни фисташки в Узбекистане. Лесное хозяйство, 1953, № 4, стр. 54—55.

Кожевникова Л. М. Солнечное облучение семян яровой пшеницы как мера борьбы против пыльной головни. Агробиология, 1953, № 3, стр. 41—46.

Красильников Н. А. Микробы-антагонисты и антибиотические вещества в растениеводстве. Известия Акад. наук СССР. Серия биол., 1953, № 2, стр. 49—66.

Кублицкая М. А. Посев злако-бобовых трав на зараженных фузариозом виноградниках. Виноделие и виноградарство СССР, 1953, № 6, стр. 49—50.

Лагутинская Н. А. Лечение цитрусовых от хлороза. Виноделие и виноградарство Молдавии, 1953, № 3, стр. 42.

Лехнович В. С. Ооспороз клубней картофеля. Селекция и семеноводство, 1953, № 4, стр. 70—72.

Макарова В. Микробиологическое повреждение хлопковых волокон в период созревания. Хлопководство, 1953, № 9, стр. 43—45.

Мархасева В. А. и Сидоренко В. А. О влиянии некоторых факторов внешней среды на развитие желтой ржавчины пшеницы. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 61—67. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.

Мацулевич Б. П. Применение серологического метода в диагностике болезней вырождения на клубнях картофеля. Научн. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии Акад. наук УССР, 1953, т. 4, стр. 93—104.

Мацулевич Б. П. Развитие верхушечного хлороза на плантациях махорки после уборки урожая. Табак, 1953, № 4, стр. 42—43.

Мирзабекян Р. О. Действие микробов-антагонистов на ряд возбудителей бактериозов сельскохозяйственных культур. Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии, 1953, стр. 24—37.

Мирзабекян Р. О. Микробы-антагонисты и их антибиотические вещества в борьбе с фитопатогенными микробами. Известия Акад. наук СССР. Серия биол., 1953, № 2, стр. 67—88.

Мирзабекян Р. О. и Карапетян Н. А. Действие микробов-антагонистов на возбудителя бактериального увядания абрикосовых насаждений. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1(7), стр. 87—100. Резюме на арм. яз.

Морочковский С. Ф. Периферическая гниль древесных пород, вызываемая грибом Vuilleminia comedens (Nees) Maire. Ботанічній журн., 1953, т. 10, № 1, стр. 97—99. На укр. яз. Резюме на русск. яз.

Муравьев В. П. Мичуринское учение в фитопатологии. Науч. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии, 1953, т. 4, стр. 5—34.

Муравьев В. П. Увядание корней сахарной свеклы и поражаемость их кагатным гниением. Науч. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии Акад. наук УССР, 1953, т. 4, стр. 126—138.

Неводовский Г. С. Фацидиоз сосны. Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы, 1953, т. 58. Отд. биол., вып. 1, стр. 76—82.

Олтаржевский Н. П. Фузариоз джута и мероприятия по борьбе с заболеванием зеленцовых посевов. Доклады Акад. наук УзССР, 1953, № 4, стр. 52—54. Резюме на узб. яз.

Оршанская В. Н. Итоги работ по изысканию и применению метода ранней диагностики мальсекко лимонных деревьев для контроля черенкового материала. Известия Акад. наук СССР. Серия биол., 1953, № 6, стр. 90—97.

Оршанская В. Ранняя диагностика инфекционного усыхания лимонных деревьев «мальсекко» и ее применение для контроля черенкового материала. М., Изд-во М-ва сельского хозяйства и заготовок СССР, 1953. 12 стр.

Оршев А. Стебелевая головня озимой ржи. Земледелие, 1953, № 6, стр. 119.

Перкель Н. В. Мучнистая роса сахарной свеклы в условиях Казахстана и Средней Азии. Труды Науч.-исслед. ин-та свекловичн. полеводства, 1953, вып. 3, стр. 118—124.

Петрушова Н. И. К вопросу о биологии, специализации и мерах борьбы с монилией на плодовых деревьях. Труды Никитского ботан. сада, 1953, т. 25, вып. 4, стр. 233—240.

Петрушова Н. И. и Самочатова Л. Ф. Рак граната (Phoma punicae F. Tassi) и меры борьбы с ним. Труды Никитского ботан. сада, 1953, т. 25, вып. 4, стр. 220—232.

Попова А. А. Бактериальная рябуха и меры борьбы с ней. Табак, 1953, № 2, стр. 27—29.

Присяжнюк А. А. О поражаемости сортов яровой пшеницы пыльной головней в условиях лесных полезащитных насаждений. Сборник науч. трудов Ин-та биологии Акад. наук Белорус. ССР, 1952, вып. 3, стр. 78—82.

Пупышева Л. И. Меры борьбы с раком инжира (Phomopsis cinerescens (Sacc.) Trav.). Труды Никитского ботан. сада, 1953, т. 25, вып. 4, стр. 212—219.

Развязкина Г. М. Выяснение резервации вируса верхушечного хлороза. Табак, 1953, № 5, стр. 46—48.

Развязкина Г. М. Значение табачного трипса в развитии эпифитотий верхушечного хлороза махорки. Доклады Всесоюз. акад. с.-х. наук им. Ленина, 1953, вып. 6, стр. 27—31.

Райкова И. А. Сорные растения, вредители и болезни растений на полях Восточного Памира и их происхождение. Ташкент, Изд-во САГУ, 1953, 180 стр.

Романкова А. Г. Микрофлора табака при хранении. Табак, 1953, № 4, стр. 39—42.

Романова Л. П. Влияние клубеньковых бактерий на урожай люпина и его качество в условиях Томской области. Учен. записки Томского пед. ин-та, 1953, т. 10, стр. 349—365.

Руденко Д. К. Поражаемость сортов картофеля белой гнилью. Сборн. трудов Ленингр. областн. с.-х. опытн. станции, 1953, № 23, стр. 130—133.

Рыжков В. Л. и Лойдина Г. И. Взаимодействие вируса мозаичной болезни табака с миозином и актином. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 92, № 4, стр. 851—853.

Сальникова А. Ф. Болезни основных овощных культур и меры борьбы с ними. Хабаровск, Хабар. кн. изд-во, 1953. 56 стр.

Самоцветова Е. А. Физиологические исследования при вертициллезном увядании картофеля. Науч. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии Акад. наук УССР, 1953, т. 4, стр. 35—50.

Сахаров Ю. А. Главнейшие вредители и болезни сельскохозяйственных растений в Адыгее и меры борьбы с ними. Майкоп, Адыг. кн. изд-во, 1953, 72 стр.

Сергеева К. С. Ржавчина клевера и люцерны. Труды Ботан. ин-та им. Комарова. Серия 2, 1953, вып. 8, стр. 177—178.

Симонян С. А. О новых и редких формах мучнисто-росяных грибов. Бюллетень Ереванского ботан. сада. 1953, № 13, стр. 97—104. Резюме на арм. яз.

Синадский Ю. В. Сосновая губка и зараженность ею насаждений Бузулукского бора. Лесное хозяйство, 1953, № 12, стр. 60—62.

Синицына Н. В. Ранняя диагностика болезни усыхания цитрусовых — мальсекко. Достижения науки и передового опыта в сельском хозяйстве, 1953, № 4, стр. 35—36.

Смарод Ю. Материалы к флоре пероноспоровых грибов Латвийской ССР. Известия Акад. наук Латв. ССР, 1953, № 7, стр. 39—46. Текст на латыш. яз. Резюме на русск. яз.

Сухов К. С. и Никифорова Г. С. Величина частиц вируса табачной мозаики в разные периоды репродукции и в условиях лишения азота растения-хозяина. Доклады Акад. наук СССР, т. 90, № 3, 1953, стр. 469—471.

Сухов К. С. и Никифорова Г. С. Об агрегации вируса табачной мозаики в растительных клетках в ранний период репродукции. Доклады Акад. наук СССР, т. 90, № 5, 1953, стр. 901—903.

Сухов К. С. и Развязкина Г. М. Верхушечный хлороз махорки, его возбудитель и переносчик. Труды Ин-та генетики Акад. наук СССР, 1953, № 20, стр. 270—289.
Тропова А. Т. Интенсивность пигментации гельминтоспориозного зерна яровых пшениц как показатель степени заражения его грибом Helminthosporium sativum P., K., et B. (черный зародыш). Сборник работ Ин-та прикл. зоологии и фитопатологии, 1953, вып. 2, стр. 85—98.
Тупеневич С. М. Фузариозные заболевания ветвистой пшеницы в условиях Ленинградской области. Сборник работ Ин-та прикл. зоологии и фитопатологии, 1953, вып. 2, стр. 55—66.
Федоринчик Н. С. О заражении лимонных деревьев грибом Деутерофома трехеифила через корневую систему. Бюллетень Всесоюз. науч.-исслед. ин-та чая и субтроп. культур, 1952, № 4, стр. 79—87.
Федоринчик Н. С. Особенности проявления и течения заболевания у цитрусовых растений, пораженных Deuterophoma tracheiphila Petri. Доклады Всесоюз. акад. с.-х. наук им. Ленина, 1953, вып. 6, стр. 23—26.
Фомюк М. К. Влияние разных температур и влажности почвы на болезнь вырождения картофеля. Науч. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии Акад. наук. УССР, 1953, т. 4, стр. 105—125.
Фомюк М. К. О готике картофеля. Науч. труды Ин-та энтомологии и фитопатологии Акад. наук УССР, 1953, т. 4, стр. 62—92.
Фомюк М. К. Поражаемость картофеля «готикой» в зависимости от условий питания. Агробиология, 1953, № 2, стр. 85—92.
Халеева З. Н. Поражаемость сортов картофеля фитофторой в связи с их стадийным развитием. Сборник работ Ин-та прикл. зоологии и фитопатологии, 1953, вып. 2, стр. 99—104.
Хетагурова Ф. В. К диагностике растительных бактериозов. Сборник работ Ин-та прикл. зоологии и фитопатологии, 1953, вып. 2, стр. 45—54.
Хитрова А. Черная корневая гниль, увядание хлопчатника и меры борьбы с возбудителем. Хлопководство, 1953, № 7, стр. 53—56.
Хробрых Н. Д. Серебристая парша клубней картофеля. Ботан. журнал, 1953, т. 38, № 2, стр. 206—214.
Худяков Я. П. Управление эпифитной микрофлорой. Доклады Акад. наук СССР, т. 93, № 5, 1953, стр. 907—909.
Чантурия Н. Н. и Какулия М. А. Испытание биологического метода борьбы с возбудителем корневой гнили шелковицы — Armillaria mellea Quel. Сообщ. Акад. наук ГрузССР, 1953, т. 14, № 4, стр. 239—246.
Черемисинов Н. А. Болезни корня кок-сагыза. Труды Ботан. ин-та им. Комарова. Серия 2, 1953, вып. 8, стр. 85—108.
Шалагина А. И. Живые патогенные бактерии в гербарии. Природа, 1953, № 11, стр. 113.
Шариков К. Е. Поражение картофеля раком при разной концентрации зооспорангиев в почве. Сад и огород, 1953, № 8, стр. 60—61.
Ширко В. Н. Корневая гниль озимых пшениц, вызываемая грибом Ophiobolus graminis Sacc. Сборник работ Ин-та прикл. зоологии и фитопатологии, 1953, вып. 2, стр. 67—74.
Щеблыкина В. М. Бактериальный метод борьбы с оидиумом. Виноделие и виноградарство СССР, 1953, № 4, стр. 54.
Щербин-Парфененко А. Л. Раковые и сосудистые болезни лиственных пород. М.—Л., Гослесбумиздат, 1953. 92 стр.
Якимович Е. Д. «Темный зародыш» семян пшеницы. Труды Зональн. науч.-исслед. ин-та зернового хозяйства нечерноземной полосы, 1953, вып. 15, стр. 153—160.

в) Микробиология кормов

Басс Х. и Дубава Л. Топинамбур как новый вид сырья для производства дрожжей. Известия Акад. наук. Латв. ССР, 1953, № 11 (76), стр. 81—86.
Голикова А. А. Микрофлора поверхностных слоев при силосовании в стогах. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 21—25.
Зафрен С. Я. Силосование кормов.— М. В. Галдин. Механизация силосования. М., Изд-во М-ва сельского хозяйства и заготовок СССР, 1953. 36 стр.
Зафрен С. Я., Зайцев К. П. и Егорова М. Ф. О значении фитонцидов при силосовании. Сов. зоотехния, 1953, № 5, стр. 26—34.
Использование микроорганизмов для переработки сельскохозяйственного сырья и подготовки кормов. (Сборник статей под ред. акад. И. И. Самойлова и д-ра биол. наук Е. Ф. Березовой). М.— Л., Сельхозгиз, 1953, 144 стр.
Карпов М. Микробиология на службе животноводства Казахстана. Вестник Акад. наук Казах. ССР, 1953, № 5, стр. 80—85.
Карпов М. О кормовых дрожжах и применении заквасок для силосования. Соц. животноводство Казахстана, 1953, № 6, стр. 39—41.
Квасников Е. И. и Сумневич М. Г. Микробиологические основы силосования кормов в условиях Узбекистана. Ташкент, Изд-во Акад. наук УзССР, 1953. 104 стр.

Леонович В. В., Полонская М. С. и Бибердиева М. П. Применение ацидофильных культур в птицеводстве. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 48—53.

Макарова М. М. Микроорганизмы и их роль при различных способах силосования. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 5—20.

Макарова М. М. и Голикова А. А. Использование молочнокислых и дрожжеподобных микроорганизмов для получения сочных кормов из яровой соломы и осокового сена. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 26—30.

Пидопличко Н. М. Грибная флора грубых кормов. Киев, Изд-во Акад. наук Укр. ССР, 1953, 488 стр.

Суворова. Кормовые дрожжи в рационе птицы. М., 1953, 8 стр.

III. ПИЩЕВАЯ И ТЕХНИЧЕСКАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

Бирюков Т. М., Зак Л. И. и Пономарев Н. П. Полунепрерывное приготовление дрожжей на заводах Челябинского спиртового треста. Спиртовая пром-сть, 1953, № 2, стр. 36—37.

Блок Г. и Геймберг С. Применение дрожжей в производстве сливочного масла. Молочная пром-сть, 1953, № 6, стр. 17—21.

Бычковская А. Л. Распределение кислоторазрушающих микроорганизмов в иле и мочильной жидкости как фактор, влияющий на скорость процесса регенерации. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 69—73.

Бычковская А. Л. и Маркова З. С. Микрофлора ила мочил и ее значение для холодноводной мочки льна. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та сельскохозяйственной микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 80—84.

Вопросы микробиологии в производстве шампанского. Материалы Совещания микробиологов шампанского производства. Под ред. канд. техн. наук. Е. И. Квасникова. М., Пищепромиздат, 1953. 96 стр.

Голиков В. Г. Новый возбудитель анаэробной мочки кенафа. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 85—90.

Гурфель Л. Б. Микрофлора мочки канатника в различных условиях воздушного и водного режима. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 99—108.

Ерзинкян Л. А. Местные штаммы Lactobacterium acidophilum и некоторые продукты их жизнедеятельности. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1 (7), стр. 123—142. Резюме на арм. яз.

Заславский А. С. Теория брожения вина. Кишинев, 1953, 28 стр.

Исследования в области молочных консервов. Под ред. канд. техн. наук В. И. Сирика. М., Пищепромиздат, 1953. 88 стр.

Карпенко М. К. Изучение динамики фосфора в процессе ацетонобутилового брожения. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 3, стр. 27—31. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.

Кирьялова Е. Н. Бродильная активность сухих культур дрожжей. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 136—140.

Кирьялова Е. Н. Значение совместной деятельности различных видов дрожжей для повышения качества вин. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 123—129.

Кирьялова Е. Н. и Шкляр М. З. Подбор штаммов дрожжей для комплексных культур в виноделии. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 141—142.

Клупт С. Е. Ферментативная мочка волокнистых растений. Труды Всесоюз. научн.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 113—122.

Крутикова Л. П. Улучшенный способ мочки льна. М., Сельхозгиз, 1953, 40 стр.

Крутикова Л. П. Факторы, обуславливающие сохранение активности культуры Clostridium felsineum. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 109—112.

Лещинская С. С. Влияние производственных условий на улучшение бродильных свойств спиртовых рас дрожжей. Труды Киевск. филиала Всесоюзн. науч-исслед. ин-та спиртовой пром-сти, 1953, вып. 1, стр. 117—130.

Малков А. И., Деева В. Е. и Крячкова О. И. Влияние pH и окислительно-восстановительного потенциала на эффективность процесса спиртового брожения. Труды Ленингр. технол. ин-та пищевой пром-сти, 1953, стр. 102—118.

Маркова З. С. Значение «палочки жидкости» для тепловой мочки льна. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 62—68.

Маркова З. С. О новых пектиноразлагающих микроорганизмах холодноводной мочки льна. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 74—79.

Моисеенко Л. Ф. Производственная характеристика расы дрожжей Кахури-10. Виноделие и виноградарство СССР, 1953, № 5, стр. 8—10.

Непомнящая М. Л., Медвинская Л. Ю. и Фалькович С. Б. Случаи заболевания столовых вин, вызванные молочнокислыми бактериями. Мікробіологічний журнал, 1953, т. 15, вып. 2, стр. 81—84. Текст на укр. яз. Резюме на русск. яз.

Ременец М. Ф. и Кораблев А. И. Паразитарная микрофлора, развивающаяся при квашении огурцов, и меры борьбы с ней. Сборник научных трудов. Уманск. с.-х. ин-та, 1953, вып. 11, стр. 152—155.

Рогачева А. И. Новый метод бактериологического контроля производства консервов. Научные чтения 1952 г. Технич. совета Министерства легкой и пищевой промышленности СССР, М., 1953, стр. 91—98.

Саруханян Ф. Г. Об образовании кристаллов при сбраживании плодовоягодных сусел дрожжами. (Предварительное сообщение). Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1 (17), стр. 201—208. Резюме на арм. яз.

Саруханян Ф. Г. и Севоян А. Г. Применение местных штаммов дрожжей Saccharomyces ellipsoideus для сбраживания сусел дикорастущих плодов и ягод. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1 (7), стр. 143—162. Резюме на арм. яз.

Саутенко В. Г. Опыты по применению бактериальной закваски для улучшения мочки льна. Достижения науки и передового опыта, 1953, № 10, стр. 74—76.

Саутенко В. Г. Применение сухой бактериальной закваски при холодноводной мочке льносоломки. Земледелие, 1953, № 4, стр. 100—101.

Селибер Г. Л. О специфичности возбудителей мочки лубяных растений. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 54—61.

Ткаченко Н. И. Значение комплекса пектиноразлагающих микроорганизмов для анаэробной тепловой мочки джута. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 91—98.

Фениксова Р. В. Применение плесневых грибов при производстве спирта. Научные чтения 1952 г. Технич. совета Министерства легкой и пищевой промышленности СССР, М., 1953, стр. 99—113.

Фениксова Р. В. и Шилова А. А. Плесневые грибы и их ферменты, как заменители солода. Спиртовая пром-сть, 1953, № 2, стр. 18—23.

Фермель В. Б., Вяткин В. В., Станьков Х. З. и Смирнова А. П. Применение глубинной культуры плесневых грибов вместо солода. Спиртовая пром-сть, 1953, № 1, стр. 23—28.

Хетагурова Ф. и Санков Е. Снижение прядильных качеств хлопкового волокна под влиянием микроорганизмов. Хлопководство, № 7, 1953, стр. 48—52.

Шапошников Ф. П. Невидимые мастера. Знание — сила, 1953, № 3, стр. 1—5.

Шапошников В. Н. О направлении исследований в области технической микробиологии. Вестник Акад. наук СССР, 1953, № 11, стр. 65—71.

Шкляр М. З. Влияние различных условий аэрации на размножение и бродильную способность совместных культур дрожжей. Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, 1953, т. 12, вып. 2, стр. 130—135.

IV. МИКРОБИОЛОГИЯ ВОДЫ, ЛЕЧЕБНЫХ ГРЯЗЕЙ, ВОЗДУХА И ГОРНЫХ ПОРОД

Крисс А. Е. Микроорганизмы и биологическая продуктивность водоемов. Природа, 1953, № 5, стр. 49—59.

Крисс А. Е. и Лебедева М. Н. Вертикальное распределение численности и биомассы микроорганизмов в глубинных областях Черного моря. Доклады Акад. наук СССР, 1953, т. 89, № 5, стр. 949—952.

Крисс А. Е. и Рукина Е. А. Пурпурные серобактерии в сероводородных глубинах Черного моря. Доклады Акад. наук СССР, т. 93, № 6, 1953, стр. 1107—1110.

Лазарева М. Ф. Прямой счет бактерий при решении задач технической микробиологии воды. М., 1953, 24 стр.

Могилевский Г. А. Микробиологический метод поисков газовых и нефтяных залежей. М.— Л., Гостоптехиздат, 1953, 56 стр.

Неофитова В. К. Грибная флора верховой неосушенной залежи торфа и ее роль в процессе торфообразования. Вестник Ленингр. гос. ун-та, 1953, № 10, стр. 45—50.

Павлинова Р. М. Обезвреживание сульфитных щелоков. М.—Л., Гослесбумиздат, 1953, 40 стр.

Паносян А. К., Туманян В. Г., Тараян Ш. С. и Арутюнян Р. Ш. Очерк о микрофлоре горы Арагац. Вопросы сельскохозяйственной и промышленной микробиологии, 1953, вып. 1 (7), стр. 227—252. Текст на арм. яз. Резюме на русск. яз.

Рцхиладзе С. И. и Заалишвили А. А. К вопросу бактерицидного действия воды Черного моря. Тбилиси, Грузмедгиз, 1952, 16 стр.

Тулинская А. и Букбардт. Бактериологическое исследование воды. Молочная пром-сть, 1953, № 8, стр. 40.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Контора «Академкнига»

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ:

Горюнова С. В. Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли (Oscillatoria splendida Grew) 1950. 157 стр. с илл. Ц. 6 р. 40 к.

Иерусалимский Н. Д. Азотное и витаминное питание микробов. 1949, 165 стр. Ц. 5 р. 60 к.

Имшенецкий А. А. Микробиология целлюлозы. 1953, 434 стр. с илл., 8 вкл. Ц. 23 р. 60 к. в пер.

Исаченко Б. Л. Избранные труды. (Институт микробиологии). Том 1. 1951. 409 стр., 12 вкл. с илл. Ц. 27 р. 20 к. в пер. Том II. 1951, 430 стр., 5 вкл. Ц. 26 р. 40 к. в пер.

Красильников Н. А., чл.-корр. АН СССР. Актиномицеты-антагонисты и антибиотические вещества. 1950, 303 стр. с илл., 1 вкл. Ц. 12 р.

Мишустин Е. Н. Термофильные микроорганизмы в природе и практике. 1950, 391 стр. с илл. Ц. 17 р. 20 к. в пер.

Соболь С. Л. История микроскопа и микроскопических исследований в России в XVIII веке. 1949, 606 стр. Ц. 24 р. в пер.

Труды конференции по вопросам почвенной микробиологии, связанным с внедрением в сельское хозяйство комплекса Докучаева — Костычева — Вильямса, 1953, 303 стр. Ц. 17 р. 90 к.

Труды конференции по направленной изменчивости и селекции микроорганизмов 29 ноября — 1 декабря 1951 года. 1952, 291 стр. с илл. Ц. 18 р. 50 к. в пер.

Книги продаются в магазинах «Академкнига»:

Москва, ул. Горького, 6; Ленинград, Литейный проспект, 53-а;
Свердловск, ул. Белинского, 71-в; Киев, ул. Ленина, 42;
Харьков, Горяиновский пер., 4/6; Алма-Ата, ул. Фурманова, 129;
Ташкент, ул. К. Маркса, 29.

Иногородним заказчикам книги высылаются по почте наложенным платежом.

Заказы направлять в контору «Академкнига», Москва ул. Куйбышева, дом 8, а также в ближайший из указанных магазинов.

СОДЕРЖАНИЕ

Академик А. И. Опарин. (К 60-летию со дня рождения) 129
Академик В. Н. Шапошников. (К 70-летию со дня рождения) 131

Экспериментальные статьи

А. М. Малков. Роль фосфатов в окислительных процессах. Взаимосвязь между внутриклеточным железом, образованием и распадом пирофосфорных соединений 133
Я. И. Раутенштейн. О направленной изменчивости актинофагов 140
Е. А. Штерн. К изучению фильтрующихся форм гемолитического стрептококка 147
С. З. Броцкая. Протеолитическая активность складчатого варианта Asp. niger 153
А. А. Имшенецкий и Л. А. Кузюрина. Окисление сорбита складчатыми расами уксуснокислых бактерий 159
М. В. Федоров и В. Ф. Непомилуев. Основные формы ризосферных бактерий тимофеевки (Phleum pratense) и изменение количества их клеток в ризосфере по фазам развития и годам жизни этого растения 166
Л. И. Комарова. Диффузия в молочнокислом брожении при различных условиях 172
В. И. Билай. О паразитарных и фитосимбиотрофных свойствах видов рода Fusarium Lk. 178
А. А. Евлахова. Развитие гриба Empusa grylli (Fres.) Nowak в теле итальянской саранчи 185
Н. Д. Иерусалимский. Ответ на статью Г. П. Калины «Эмбриогенез и онтогенез микробов» 190
Б. П. Васильков. О терминологии в трудах по микоризе 195

Дискуссия

К дискуссии по проблеме неклеточных форм жизни у микроорганизмов 197

Обзоры

Ю. М. Возняковская. Проблема микоризы и ее практическое значение . . 204

История отечественной науки

И. Л. Работнова. Материалы к истории технической микробиологии в СССР. Микробиология в хлебопечении 221

Критика и библиография

Е. Н. Мишустин.— А. А. Имшенецкий. Микробиология целлюлозы 228
В. П. Израильский.— М. В. Горленко. Болезни растений и внешняя среда 230
В. В. Алпатов.— М. О. Гольдин. Жизнь невидимых 234
Библиография 236

Т-02746. Подписано к печати 5/IV 1954 г. Печ. лист. 10,27+5 вклеек.
Уч.-изд. л. 13,2. Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 3 3/4 Тираж 6000 экз. Зак. 96

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 12 руб.